COUNTWAY LIBRARY
HC 1834 2

# Bonnet

# Entwicklungsgeschichte

Zweite Auflage

EIGENTUM

Aug. 1913.

# Lehrbuch

der

# Entwicklungsgeschichte.

Von

**Dr. Robert Bonnet,**
o. ö. Professor der Anatomie und Vorstand der anatomischen Anstalt in Bonn.

---

Zweite, neubearbeitete Auflage.

Mit 377 Textabbildungen.

**Berlin.**
Verlag von Paul Parey
SW. 11, Hedemannstraße 10 u. 11.
1912.

BOSTON MEDICAL LIBRARY
IN THE
FRANCIS A. COUNTWAY
LIBRARY OF MEDICINE

Alle Rechte, auch das der Übersetzung, vorbehalten.

# Aus der Vorrede zur ersten Auflage.

Das vorliegende Lehrbuch entstand auf Wunsch der Verlagsbuchhandlung, und ich darf wohl sagen auch auf Wunsch meiner Schüler. Es beabsichtigt, dem Studierenden der Medizin die wichtigsten Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte des Menschen verständlich zu machen und ihm dabei das für seinen späteren Beruf Wichtige in knapper und doch möglichst erschöpfender Form zu geben. Dabei sind auch die für die Pathologie so wichtig gewordenen Reste von Organanlagen und die Rudimente solcher berücksichtigt worden. Die Schilderung der Embryonalanhänge ist auf Grund eines zum großen Teile von mir selbst bearbeiteten Materials und an der Hand mir besonders instruktiv erscheinender Typen besprochen . . . Die Berücksichtigung der Haustiere macht das Buch vielleicht auch für Studierende der Tierheilkunde brauchbar. In gewissem Sinne bildet es ja die, freilich gänzlich umgearbeitete und nach jeder Richtung hin erweiterte zweite Auflage meines seit einigen Jahren vergriffenen „Grundrisses der Embryologie der Haussäugetiere".

Nach längerem Zögern habe ich mich, selbst auf die Gefahr von Mißdeutungen hin, entschlossen, zur Illustration des Textes auch Abbildungen der jetzt fast überall zum Unterricht verwendeten trefflichen Modelle von Herrn F. Ziegler in Freiburg i. B. zu verwenden. Maßgebend hierfür war nicht etwa der Mangel ausreichender Serien für Originalabbildungen, sondern der Wunsch, dem Studierenden das Verständnis möglichst dadurch zu erleichtern, daß der Text ihm bequeme Repetitionen unter Benutzung des in dem Studiensaal aufgestellten Demonstrationsmaterials ermöglicht.

Die Bezeichnungen der Abbildungen anderer Autoren habe ich mehrfach im Interesse einer einheitlichen Nomenklatur und meiner Auffassung abändern müssen.

Die Abbildungen sind von den Herren Helbig in Berlin und Häger in Greifswald unter meiner ständigen Kontrolle angefertigt. Die Bilder ohne Autorname sind Originalabbildungen . . .

*

Dem Herrn Verleger für seine Nachsicht gegen so manche unvorhergesehene Verzögerung in der Fertigstellung des Textes und für die würdige Ausstattung des Buches auch an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen, ist mir eine angenehme Pflicht.

Bonn, im Juni 1907.

---

## Vorwort zur zweiten Auflage.

In der neubearbeiteten zweiten Auflage dieses Lehrbuches sind zum besseren Verständnis der wissenschaftlichen Bezeichnungen deren Ableitungen aus dem Griechischen beigefügt worden.

Sechs von den alten Abbildungen wurden durch bessere ersetzt und vierundvierzig größtenteils von Herrn Delfosse gezeichnete neue Abbildungen zugegeben. Gleichwohl und trotz zahlreicher Erweiterungen und Ergänzungen im Texte hat der Umfang des Buches infolge stilistischer Kürzungen nur unbedeutend zugenommen.

Zu bestem Danke bin ich den Herren Professoren Ph. Jung in Göttingen und C. Reifferscheid in Bonn für die mir zu wiederholter Durchsicht anvertrauten Serien sehr junger, ausgezeichnet erhaltener menschlicher Fruchtblasen, und den beiden Prosektoren am hiesigen anatomischen Institut Herrn Prof. Heiderich und Dr. Dragendorff sowie meiner Assistentin Frl. Dr. Cords für die Unterstützung bei der Durchsicht der Korrekturbogen verpflichtet.

Warmer Dank gebührt auch dem Herrn Verleger, der meinen Wünschen bereitwilligst entgegenkam und das Buch wieder in gediegenster Weise ausgestattet hat.

Bonn, am 25. Dezember 1911.

**Bonnet.**

# Inhalt.

Seite

Einleitung . . . . . 1

## Erster Teil. Vorentwicklung.

### Die Geschlechtszellen.

I. Die Geschlechtszellen des Mannes. Samenzellen, Spermia . . . . . 9
II. Die Geschlechtszellen des Weibes. Eizellen, Ovia . . . . . 14
III. Die Bildung der Eihüllen . . . . . 20
IV. Die Entwicklung der Spermien und Ovien . . . . . 25
V. Die Reifung der Samenzellen . . . . . 28
VI. Die Eireife und die Befruchtung . . . . . 30
1. Die Ovulation . . . . . 30
2. Das Corpus luteum . . . . . 32
3. Die Eireife . . . . . 34
4. Die Befruchtung . . . . . 38

## Zweiter Teil. Entwicklung.

I. Die Furchung oder Teilung des Spermoviums . . . . . 49
Erster Modus.
Totale und adäquale Furchung . . . . . 52
Totale inäquale Furchung . . . . . 55
Zweiter Modus.
Partielle Furchung, diskoidaler und inäqualer Furchungstypus . . . . . 57
Dritter Modus.
Totaler und äqualer Furchungstypus der viviparen Säugetiere nach Dotterverlust . . . . . 61
Experimentelles über die Furchung . . . . . 65
Angebliche parthenogenetische Furchung bei Wirbeltieren . . . . . 66
II. Die Gastrulation und die Keimblätter . . . . . 66
1. Die Gastrulation und Keimblattbildung des Lanzettfischchens (Branchiostoma) . . . . . 70
Bildung der Chorda dorsalis und des Mesoblasts . . . . . 72
Weitere Gliederung des Mesoblasts . . . . . 74
Bildung des Afters und des Mundes; Kiemenspalten . . . . . 76

Seite

2. Gastrulation und Keimblattbildung der Amphibien . . . . 78
Bildung der Chorda und des Mesoblasts bei dem Wassermolch . . . . 84
Die Chorda- und Mesoblastbildung bei dem Frosche . . . . . 88
Die Entwicklung von After, Mund und Schwanz . . . . . 90

3. Gastrulation und Keimblattbildung der Amnioten . . . . 93
Die Mesoblastbildung bei den Amnioten . . . . . 108
Die Chordabildung bei den Amnioten . . . . . 112

4. Gastrulation und Bildung der Keimblätter des Menschen 115

**III. Die Entwicklung der wichtigsten Primitivorgane und der Leibesform der Amnioten** . . . . . 116

1. Die Abgrenzung des Embryos und die Fruchthöfe . . . . . 116
2. Das Neuralrohr und die primitive Hirngliederung. . . . . 117
3. Die Spinalganglienleiste . . . . . 123
4. Die Ursegmente und Urwirbel . . . . . 125
5. Die Anlage des Herzens . . . . . 128
6. Die Vor- und Urniere . . . . . 134
Die Vorniere . . . . . 136
Die Urniere . . . . . 139
7. Die Entwicklung des Kopfes und Gesichtes . . . . . 145
8. Die Entwicklung des Riechorgans . . . . . 154
9. Die Bildung des Mundes und der Lippen . . . . . 164
10. Die Entwicklung des Halses . . . . . 167
11. Die Entwicklung des Kaudalendes, der Kloake und des Afters . . . . . 168
12. Die Entwicklung der Gliedmaßen . . . . . 172

**IV. Die Embryonalanhänge, Decidua, Placenta** . . . . . 177

Allgemeines . . . . . 177

I. Die Embryonalanhänge der Sauropsiden . . . . . 178
1. Der Dottersack . . . . . 179
2. Amnion und amniogenes Chorion . . . . . 179
3. Die Allantois . . . . . 184

II. Die Embryonalanhänge der Säuger . . . . . 186
Allgemeine Vorbemerkungen . . . . . 186
Brunst . . . . . 190
Placenta und Placentation . . . . . 192
1. Mammalia aplacentalia . . . . . 194
2. Placentalia . . . . . 194
3. Zentrale, exzentrische und interstitielle Entwicklung . . . . . 196

Von den Embryonalanhängen im besonderen . . . . . 199
1. Adeciduaten . . . . . 199
Perissodaktylen oder Einhufer . . . . . 199
1. Pferd. Placenta diffusa . . . . . 199
Artiodaktylen oder Paarhufer . . . . . 206
1. Wiederkäuer (Rind, Schaf, Ziege). Placenta multiplex . . . . 206
2. Schwein. Placenta areolata . . . . . 206
2. Deciduaten . . . . . 215
1. Fleischfresser (Placenta zonaria) . . . . . 215
2. Nagetiere (Placenta discoidea) . . . . . 222

Seite

3. Primaten . . . . . 225
1. Mensch. Placenta discoidea . . . . . 225
a) Decidua . . . . . 226
b) Embryonalanhänge . . . . . 229
Allantois . . . . . 231
Nabelblase . . . . . 233
Das Amnion . . . . . 234
Chorion und Placenta fetalis . . . . . 235
Placenta materna . . . . . 242
Die Nabelschnur (Funiculus umbilicalis) . . . . . 246
Verhalten der Embryonalhüllen während und nach der Geburt . 247

**V. Die Entwicklung der Organe und Systeme** . . . . . 249

A. Organe und Systeme des Ektoblast . . . . . 249

I. Die Entwicklung der Haut und ihrer Anhänge . . . . . 249
1. Die Cutis . . . . . 250
2. Die Epidermis . . . . . 250
3. Die Anhänge der Epidermis (Schuppen, Haare, Federn, Hautdrüsen, Hufe usw.) . . . . . 252

II. Die Entwicklung des Nervensystems . . . . . 263
1. Zentralnervensystem . . . . . 263
2. Die peripheren Nerven . . . . . 280
3. Sympathicus . . . . . 284

III. Die Entwicklung der Sinnesorgane . . . . . 285
1. Die Sinnesorgane der Haut . . . . . 286
2. Das Geschmacksorgan . . . . . 286
3. Das Geruchsorgan . . . . . 287
4. Das Gehörorgan . . . . . 288
5. Das Sehorgan . . . . . 299

B. Organe und Systeme des Entoblasts . . . . . 315

I. Darmkanal und Anhangsorgane . . . . . 315
1. Morphologische Entwicklung des Darmkanals . . . . . 315
2. Histologische Entwicklung der Darmwand . . . . . 322
3. Entwicklung der Anhangsorgane des Darmkanals . . . . . 325

C. Organe und Systeme des Mesoblasts . . . . . 347

I. Die Entwicklung der Bindesubstanzen, der Blutgefäße, des Blutes, der Lymphgefäße und der Lymphknoten. 347
1. Die Entwicklung der Bindesubstanzen . . . . . 347
2. Die Entwicklung der Blutgefäße und des Blutes . . . . . 349
a) Das Herz . . . . . 356
b) Die Entwicklung des Arteriensystems . . . . . 365
c) Die Entwicklung des Venensystems . . . . . 372
d) Die Entwicklung des Lymphgefäßsystems . . . . . 380
e) Der embryonale Kreislauf . . . . . 380

II. Die Entwicklung des Muskelsystems . . . . . 384
1. Die glatte Muskulatur . . . . . 384
2. Die quergestreifte Muskulatur . . . . . 385
3. Cölom, Herzbeutel, Brust- und Bauchhöhle, Zwerchfell . . . . 392

Seite

III. Die Entwicklung des Skelets . . . . . 395
1. Die Entwicklung des Rumpfskelets . . . . . 395
2. Die Entwicklung des Kopfskelets . . . . . 408
3. Die Entwicklung des Gliedmaßenskelets . . . . . 426
4. Die Entwicklung der Gelenke . . . . . 431
IV. Die Entwicklung des Harn-Geschlechtsapparates. . . 433
1. Die Entwicklung des Harnapparates . . . . . 433
2. Die Entwicklung des Geschlechtsapparates . . . . . 445
a) Anlage der Keimstöcke . . . . . 446
b) Männliches Geschlecht . . . . . 448
c) Weibliches Geschlecht . . . . . 451
d) Der Bandapparat der Keimstöcke und ihrer Ableitungswege; der Descensus der Keimstöcke . . . . . 460
e) Die Entwicklung des Afters und der Begattungsorgane . . 467
V. Die Entwicklung der Nebennieren . . . . . 476

Register . . . . . 479

# Einleitung.

„Gestaltenlehre ist Verwandlungslehre".
(Goethe.)

Die entwicklungsgeschichtliche Betrachtung bildet den Weg zum Verständnis der Form und der Leistung der fertigen Organismen.

Nur im Werden erfaßt wird das Gewordene verständlich.

Das Ziel der Entwicklungsgeschichte ist die Erkenntnis der Formveränderungen, welche ein Organismus von der befruchteten Eizelle bis zu seiner vollen Ausbildung durchläuft, und der Gesetze und Bedingungen, welche diese Formveränderungen veranlassen.

Die Entwicklungsgeschichte des Individuums bis zur Geburt heißt Embryologie. (ἔμβρυον = das in einem anderen Keimende, von ἐν und βρύω = wachsen; λόγος = Lehre.)

Besser bezeichnet man die mit dem Ausschlüpfen aus dem Ei oder mit der Geburt noch keineswegs abgeschlossene Entwicklungsgeschichte des Einzelwesens als Ontogenie (ὄντα = Individuen und γενεά = Entwicklung) und stellt sie der Stammesentwicklung oder der Entwicklungsgeschichte der Tierstämme oder Phylen, der Phylogenie (φῦλον = Stamm und γενεά = Entwicklung) gegenüber.

Ontogenie und Phylogenie sind neben der vergleichenden Anatomie und der Paläontologie (παλεῖος = alt), der Lehre von den ausgestorbenen oder fossilen Organismen, Disziplinen der Entwicklungslehre. Sie untersucht den genealogischen Zusammenhang und die Umbildung der Lebewesen auf der Basis der Deszendenztheorie.

Alle in der Ontogenie auffallenden Entwicklungserscheinungen sind in letzter Linie Vermehrungs- und Wachstumsvorgänge der durch wiederholte Teilung der befruchteten Eizelle gelieferten Zellen, welche den Keimling oder Embryo und seine Anhangsorgane aufbauen.

Durch fortgesetzte Teilung der befruchteten Eizelle entsteht zunächst ein Zellenklumpen, an dem sehr bald durch die Arbeitsteilung der Zellen histologische Differenzierungen bemerkbar werden, welche zur Bildung der Keimblätter und der Gewebe führen

(Histogenie; ἱστος = Gewebe, γενεά = Entwicklung). Durch ungleiches Wachstum, Faltenbildungen, Kontinuitätstrennungen und Verwachsungen bilden sich die Primitivorgane, d. h. die ersten und einfachsten Organanlagen. Sie können bei niederen Wirbeltieren zeitlebens bestehen. Bei den höheren Wirbeltieren und bei dem Menschen werden sie entweder wieder rückgebildet oder in Dauerorgane von komplizierterer Form und Leistung umgewandelt (Organogenie).

Je jünger der Embryo, in um so rascherem Tempo folgen sich die Anlagen seiner Organe. Bei den größeren Säugetieren und bei dem Menschen drängen sich die wichtigsten Entwicklungsvorgänge auf die ersten drei bis vier Wochen, bei Vögeln nur auf etwa die ersten fünf Tage des embryonalen Lebens zusammen. Bei den sich im Wasser oder in der Luft entwickelnden Keimen wird die Zeitdauer der Entwicklung durch höhere oder niedere Temperatur in hohem Grade beschleunigt oder verlangsamt. Während die Anlage der Primitivorgane und der Leibesform in verhältnismäßig sehr kurzer Zeit nahezu vollendet ist, braucht die Sonderung und Ausbildung der Dauerorgane und ihr Wachstum bis zu der für die Art typischen Größe und Funktion beträchtlich längere Zeit.

Die während der Entwicklung des Menschen oder eines höheren Tieres auffallenden, zum Teil höchst eigenartigen einander ablösenden Embryonalformen kehren im Prinzip bei den Embryonen aller Wirbeltiere wieder. Sie liefern den Beweis, daß ihre Aufeinanderfolge durch bestimmte allgemein gültige Gesetze bedingt wird.

Je jünger ein Entwicklungsstadium eines höheren Organismus ist, um so einfacher erscheint seine Organisation, um so ähnlicher sind seine Organanlagen denen tiefer stehender Organismen. Je älter dagegen der Embryo wird, um so komplizierter wird sein Bau, um so ähnlicher wird er selbst der fertigen Form höherer Tiere und vor allem denen seiner eigenen Art.

Die in der Ontogenie aufeinanderfolgenden Entwicklungstypen sind bedingt durch Vererbung und Anpassung. Die Vererbung zwingt den vollkommeneren und neueren Organismus. in seinen Organen eine Reihe von Formen zu wiederholen, welche die Organe seiner Vorfahren, also ganze Generationen und Tierstämme, in ihrer Stammentwicklung durchlaufen haben.

Die Entwicklung des Individuums, die Ontogenie, ist also eine vielfach abgekürzte oder unvollständige Wiederholung der Phylogenie.

Aber niemals durchläuft die Entwicklung des Individuums die ausgebildeten Formen tiefer stehender Tiere. Es gibt keine fertigen Tiere von der Gestalt der jüngsten Embryonaltypen höherer Wirbeltiere und des Menschen.

Nur in den Grundzügen der Organisation gleichen sich die Embryonen höherer und niederer Tiere mehr oder weniger und kürzere oder längere Zeit. Ähnliche Formen sind nicht immer die Folge von Blutverwandtschaft, sondern entstehen vielfach unter gleichen Lebensbedingungen bei einander sehr fern stehenden Tieren (Parallelerscheinung oder Konvergenz).

Manche Stadien werden sehr rasch durch Anpassungen an neue, bei den Vorfahren noch nicht oder in geringerem Grade vorhandene innere oder äußere Verhältnisse in mehr oder minder auffälliger Weise abgeändert. So bedingt z. B. die Vermehrung oder Verminderung des Dottergehaltes der Eizelle oder deren Entwicklung im Wasser, in der Luft oder in der Mutter wesentliche Abänderungen in den Entwicklungsformen, oder die Ausbildung neuer, den Vorfahren fehlender Anhangsbildungen (z. B. des Amnions und der Placenta).

Die Ontogenie jedes Wirbeltieres setzt mit der Teilung der befruchteten Eizelle ein. Diese enthält schon alle Eigenschaften für den sich aus ihr entwickelnden Organismus. Aus der Eizelle eines Karpfens kann sich z. B. immer nur wieder ein Karpfen, aus der eines Frosches immer nur wieder ein Frosch, aus der des Menschen immer nur wieder ein Mensch mit allen charakteristischen Merkmalen entwickeln. Das ist eigentlich auch selbstverständlich. Denn die Eizellen sind hochorganisierte Zellen, die in langer und komplizierter Stammesgeschichte die Artmerkmale in sich befestigt haben und sie bei ihrer Entwicklung wieder zu ausgebildeten Individuen entfalten. Dabei handelt es sich aber nicht um ein einfaches Heranwachsan des in der Eizelle schon für unser Auge unsichtbar vorhandenen Individuums, wie die Evolutions- oder Präformationslehre des siebzehnten und achtzehnten Jahrhunderts annahm, sondern um eine zur Anlage der Organe und Systeme führende Neubildung (Theorie der Epigenesis von C. F. Wolff 1759) wie wir seit Formulierung der Zelltheorie wissen, infolge von Zellvermehrung durch Teilung. Mit dieser Erkenntnis fällt auch der alte Streit, ob der Embryo in der Eizelle (Ovulisten) oder in der Samenzelle (Animalculisten) präformiert sei, in sich selbst zusammen, sofern zur natürlichen Entwicklung eines Wirbeltieres die Vereinigung beider Zellen unumgängliche Voraussetzung ist.

Der Embryo der höheren Tiere und des Menschen wiederholt niemals die ganze lückenlose, von seinen Vorfahren durchlaufene Formenreihe in allen Einzelheiten, sondern immer nur teilweise in den für ihn selbst wichtigsten Grundzügen.

Dabei wechselt die Dauer des Bestehens der einzelnen Embryonalformen bei den verschiedenen Klassen, Ordnungen und Arten, ja selbst

bei Individuen nicht unbeträchtlich. Manche der am frühesten erworbenen, also älteren Stadien werden nur andeutungsweise und flüchtig wiederholt oder fallen ganz aus. Später erworbene, neuere, dem heutigen Zustande ähnlichere bleiben längere Zeit oder dauernd bestehen und können weiter ausgebildet werden.

Im allgemeinen gilt als Regel, daß sich ein Organ um so früher anlegt, je wichtiger es für den Organismus ist (z. B. Zentralnervensystem, Muskulatur, Auge, Gehörorgan, Herz, Harnapparat).

Manche Primitivorgane, wie z. B. der Urdarm, die Rückensaite, die Kiemenbogen, werden bei höheren Tieren nur deswegen immer wieder angelegt, weil aus ihnen wichtige Dauerorgane oder Teile von solchen hervorgehen.

Nicht alle Organanlagen gelangen zur vollen Ausbildung.

Im Laufe der individuellen Entwicklung bilden sich Organanlagen, die gar nicht funktionieren und früher oder später noch während des Embryonallebens vollkommen schwinden. Man kann sie rudimentäre Embryonalorgane nennen, wie die bald schwindenden Extremitätenanlagen der Embryonen der fußlosen Echsen (z. B. der Blindschleiche) oder wie die ebenfalls wieder verschwindenden Anlagen der Schneidezähne im Ober- und Zwischenkiefer der Wiederkäuerembryonen und wie die Zahnanlagen später ganz zahnloser Tiere (z. B. des Stöhrs, der Bartenwale und mancher Schildkröten).

Andere Organe entwickeln sich nur bis zu einer gewissen Stufe und bleiben dann auf dieser zeitlebens stehen. Auch die Funktion dieser rudimentären Dauerorgane ist demgemäß nur eine beschränkte oder fehlt vollkommen. Hierher gehören beispielsweise die Epiphyse, der Uterus masculinus, die Appendices der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane, die Plica semilunaris des Auges beim Menschen, das Steißbein mit seinen Muskeln, Gefäßen und Nerven als Schwanzrudiment.

Wieder andere Organe unterliegen im Laufe der Entwicklung einem mit oder ohne Gestaltveränderung verbundenen Funktionswechsel. Sie werden zu Dauerorganen mit neuen, ihnen ursprünglich fremden Leistungen. So wird z. B. das Os quadratum niederer Wirbeltiere bei den Säugetieren zu einem Gehörknöchelchen, dem Amboß; der Ausführungsgang der Vor- und Urniere wird zum Samenleiter. Man kann diese Organe als Wechselorgane bezeichnen.

Endlich bilden sich im Laufe der individuellen Entwicklung Embryonalorgane mit vorübergehenden Funktionen als Schutzhüllen, Atmungs- und Ernährungsorgane, wie die Embryonalanhänge (Amnion, Allantois, Placenta, Nabelstrang).

Zur vollen Ausbildung gelangen nur die Dauerorgane und die

Wechselorgane. Die rudimentären Embryonalorgane bilden sich wieder zurück und schwinden; die Embryonalanhänge werden nach Beendigung ihrer Funktion nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei oder bei der Geburt abgestoßen. Manche rudimentären Organe und Organreste sind wegen ihrer Neigung zu Erkrankungen, wie z. B. Wurmfortsatz des Menschen, oder zu krankhaften Wucherungen (manche Reste epithelialer rudimentären Organe) mitunter sehr verhängnisvoll für den Körper und deshalb von besonderem Interesse für den Arzt.

Aber auch morphologisch sind manche Rudimentärorgane als tierische Erbschaften am Menschenleibe wichtig (z. B. der Wurmfortsatz des Blinddarmes, die Plica semilunaris des menschlichen Auges, die rudimentären Schwanz- und Ohrmuskeln u. a. m.).

Störungen in der individuellen Entwicklung führen zu Mißbildungen einzelner Organe oder des ganzen Körpers. Je früher die Störung einsetzt, um so größer ist in der Regel die durch sie bedingte Mißbildung, welche unter Umständen die Lebensfähigkeit des Keimlings ausschließt.

Die gesetzmäßigen Ursachen der Mißbildungen untersucht die Lehre von den Mißbildungen oder die Teratologie (*τέρας* = Wunderzeichen, Mißbildung).

Mit dem Ausschlüpfen aus dem Ei oder mit der Geburt ist die individuelle Entwicklung noch keineswegs beendet. Zwar treten gegen Ende des Embryonallebens die gestaltenden Vorgänge zurück gegen das Wachstum des Angelegten. Doch vollziehen sich sofort nach der Geburt neben den Abstoßungen der Embryonalanhänge wichtige durch die Luftatmung bei den höheren Wirbeltieren und bei dem Menschen bedingte Aus- und Umgestaltungen am Kreislauf- und Respirationsapparat. Die Zähne brechen nach der Geburt früher oder später durch, und die Generationsorgane werden vielfach erst nach Jahren funktionsfähig. Mit der eintretenden Geschlechtsreife werden die Geschlechtsunterschiede immer auffälliger. Aber auch in allen anderen Organsystemen spielen sich ohne Ausnahme Veränderungen ab, die mit steten Schwankungen in den Körperproportionen bis ins Alter gepaart, den Organismen das unverkennbare Gepräge der Altersdifferenzen (Jugend- und Altersformen) aufdrücken.

Bis zur Geburt kommt in buntem Wechsel der embryonalen Formen vorwiegend Ererbtes zum Ausdruck. Nach der Geburt bedingen die in der Außenwelt wirksamen Einflüsse an dem Organismus, der sich ihnen anzupassen sucht, neue Veränderungen. Die durch Anpassung am Organismus entstandenen Abänderungen kann dieser wieder auf seine Nachkommen übertragen.

So fügt jedes Individuum der von seinen Vorfahren überkommenen, teilweise nutzlos gewordenen und allmählicher Ausmerzung unterliegen-

den Erbschaft (rudimentäre Organe) neue, während seines Lebens erworbene Eigenschaften zu und überträgt sie auf seine Nachkommen.

Vererbung, Anpassung und Variation, d. h. Abänderungen, aus uns unbekannten Gründen, bilden neben anderen zurzeit noch strittigen Faktoren das formbildende Prinzip der in beständigem Flusse befindlichen Organismen. Denn Organisation und Form sind nur der Ausdruck der Leistung unter bestimmten Existenzbedingungen.

Die Tatsache der Anpassung und Vererbung ist ebensowenig wie die der individuellen Variation zu bestreiten. Die gesetzmäßigen feineren Vorgänge bei der Vererbung und Anpassung bedürfen dagegen ebenso wie die der Variation noch der Erklärungen durch eingehendes, vor allem experimentelles Studium. —

Die Sicherheit in der Beurteilung der Bedeutung entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge wächst mit der Breite des Überblicks über möglichst viele und vollständige Entwicklungsreihen. Nur durch den Vergleich erscheint auch die morphologische Stellung des Menschen in der Wirbeltierreihe und die im allgemeinen auffallend primitive Organisation der „Krone der Schöpfung“ im wahren Lichte. Die Schwierigkeit der Beschaffung lückenloser Embryonenreihen und namentlich der frühesten Keimformen erklären die noch, namentlich in der Ontogenie des Menschen, bestehenden Lücken und rechtfertigen den Versuch, sie durch die Berücksichtigung bekannter Formen verwandter Organismen auszufüllen.

Erster Teil.

# Vorentwicklung.

# Die Geschlechtszellen oder Gonaden.

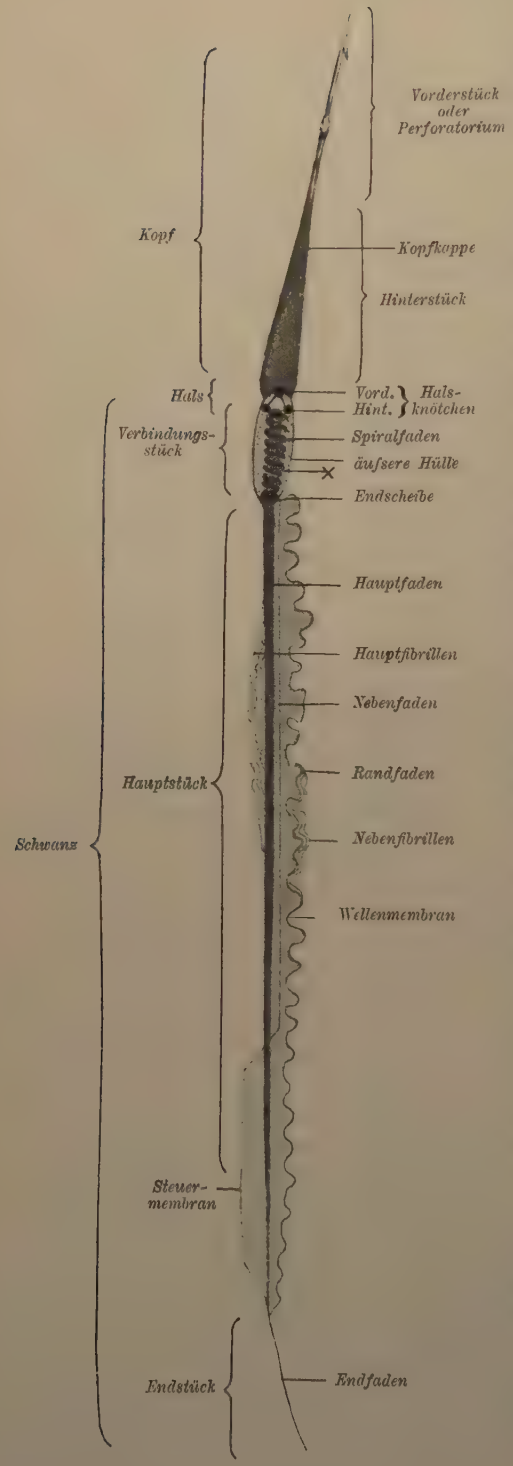
Die Körperzellen übernehmen bei den vielzelligen Organismen die für die Erhaltung des Individuums nötigen Arbeitsleistungen, die Geschlechtszellen sichern die Fortpflanzung der Art. Beide Zellformen stehen bis zur Ausstoßung der Keimzellen aus dem Körper in chemischen und physikalischen Beziehungen zueinander und beeinflussen sich gegenseitig. Es werden einerseits Neuerwerbungen und Eigenschaften der Körperzellen auf die Keimzellen übertragen, andererseits beeinflußt der Zustand der Keimzellen die Körperzellen (Kindesalter, Pubertät, Castration).

Die Keimzellen unterscheiden sich als fertige väterliche Samen- und mütterliche Eizellen bei den Wirbeltieren nach Form, Größe und Struktur (sexueller Dimorphismus), sind aber aus ursprünglich gleich großen kugeligen Zellen hervorgegangen. Durch Anhäufung von Nährmaterial für den sich entwickelnden Embryo nahm die Größe der Eizellen zu, ihre Beweglichkeit ab. Die Samenzellen wandelten sich dagegen unter Verdichtung und Reduktion ihrer Bestandteile in zur Aufsuchung und zum Eindringen in die Eizelle aufs feinste angepaßte sehr bewegliche lineare und einwimperige Geißelzellen um. Beide Formen von Geschlechtszellen lassen die wichtigsten Zellbestandteile und Zellorgane erkennen, nämlich: das Plasma mit den Plasmasomen (*πλάσμα* = Bildungsstoff, *σῶμα* = Körper) und Einschlüssen, den Sphärenapparat, die Zellmembran und den Kern mit seinen Bestandteilen.

Besondere Bedeutung scheinen die im Plasma der Keimzellen bei bestimmten Färbungen sehr auffälligen, bald als körnige Fäden oder Chondriomiten (*μίτος* = Faden, *χόνδρος* = Korn), bald als homogene aus solchen Fäden hervorgegangene Stäbchen oder Chondriokonten (*χοντός* = Stab), oder nur als einzelne Körner in den Samen- und Eizellen nachweisbaren Gebilde zu gewinnen (Fig. 3 und 13). Die Gesamtheit dieser Gebilde faßt man als Chondriosomen zusammen.

## I. Die reifen Geschlechtszellen des Mannes: Samenzellen, Spermia.

Der entleerte normale Samen, das Sperma oder der Zeugungsstoff fortpflanzungsfähiger männlicher Individuen, besteht aus enormen




Mengen von Samenzellen oder Spermien und den Sekreten der akzessorischen Drüsen des männlichen Generationsapparates.

Die Spermien allein sind die aktiven, bei der Befruchtung wirksamen Bestandteile des Samens.

Frisches Sperma ist in der Regel von weißlich durchscheinender oder milchiger Farbe, besitzt die Konsistenz dünnen Kleisters und enthält bis 90% Wasser. Sein Geruch erinnert beim Menschen an gefeilte Knochen oder die Blüten der wilden Kastanie. Außer den Spermien kann der entleerte Samen noch abgestoßene Epithelien der ausführenden Wege (Ductus deferens, Samenblasen, Canalis urogenitalis), Rundzellen sowie Amyloidkörper aus der Prostata, ferner Fett-, Eiweiß- und mitunter auch Pigmentkörnchen enthalten. In dem abgekühlten Sperma bilden sich eigentümliche Samen- und Spermakristalle in Form von Prismen oder Doppelpyramiden. Mitunter findet man im Samen auch nadelförmige Kristalle.

Hoden und Nebenhoden bilden nur sehr wenig Sekret.

Die Sekrete der akzessorischen Geschlechtsdrüsen (Samenblasen, Bulbourethraldrüsen, Vorsteherdrüse) sichern als Vehikel für die Samenzellen deren Überführung in die weiblichen Generationsorgane, besonders wenn sie, wie bei gewissen Amphibien, Hüllen um die bei der Begattung entleerten Spermien bilden (z. B. die Samentorpedos d. Molche), und können dann mit den tertiären Hüllen der Eizellen (S. 19) verglichen werden.

Bei manchen Wirbellosen besteht das Sperma nur aus Samenzellen; Samenflüssigkeit fehlt vollkommen. Somit sind die Samenzellen die allein befruchtenden Bestandteile des Samens.

Fig. 1. Schema eines Wirbeltierspermiums mit Berücksichtigung der bei verschiedenen Wirbeltieren beobachteten Zellorgane. Spießförmiger Typus des Kopfes. × Zwischenmaße des Halsstückes.

Wegen ihrer linearen Form wurden die Samenzellen früher auch als „Samenfäden“, wegen ihrer Beweglichkeit als „Samentierchen“ oder „Spermatozoen“ bezeichnet. Form und Größe der Spermien wechselt bei den verschiedenen Tieren außerordentlich und wird wahrscheinlich von dem Medium, in welchem die Befruchtung stattfindet (Wasser, Säfte der weiblichen Generationsorgane), sowie von der Beschaffenheit der Eihüllen, die durchbohrt werden müssen, beeinflußt.

Jedes Spermium besteht aus dem Kopfe, dem Halse und dem Schwanze, der sich wieder in das Verbindungsstück, in das Haupt- und Endstück gliedert (Fig. 1).

Am Kopfe unterscheidet man ein verschieden stark färbbares Vorder- und Hinterstück (Fig. 2).

Das Vorderstück des Kopfes ist von der Kopfkappe überzogen. Sie bildet am Vorderrande des Kopfes das Perforatorium, d. h. entweder nur eine schneidende Kante (wie bei dem Menschen Fig. 2, und bei manchen Säugetieren, z. B. dem Hunde und der Katze), oder einen mehr oder minder langen „Spieß“ mit oder ohne einen Widerhaken (wie z. B. bei dem Wassermolche und den Salamandern, Fig. 1). Abgesehen von diesen beiden Grundformen ist der Kopf und das Perforatorium bei den verschiedenen Wirbeltieren von sehr wechselnder Größe und Gestalt. Man kennt pfriemen- oder stilettartige, löffelförmige, korkzieherartig gewundene, beil- und lanzettförmige Spermienköpfe mit spieß-, stift- oder messerartigen Perforatorien.

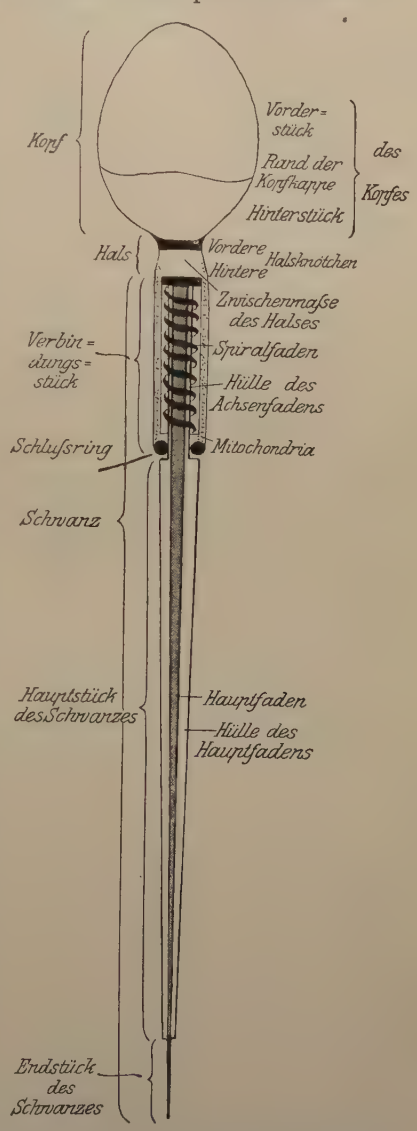



Fig. 2. Schema eines menschlichen Spermiums nach Meves.

Der gelenkig mit dem Kopfe verbundene Hals ist der kürzeste Teil der Spermien. Er löst sich leicht vom Kopfe ab und besteht aus einem vorderen und hinteren Halsknötchen sowie aus einer zwischen beiden gelegenen hellen Zwischensubstanz.

In ihr bemerkt man mitunter zwischen den Halsknötchen ausgespannte, beim Menschen noch nicht nachgewiesene, äußerst feine Zwischenfäden.

Durch den ganzen Schwanz verläuft der Achsenfaden. Er beginnt an den hinteren Halsknötchen und läuft am Endstück des Schwanzes in eine unmeßbar feine Spitze aus. Dabei passiert er die am hinteren Ende des Verbindungsstückes gelegene Endscheibe oder den Schlußring (Fig. 1 u. 2).

Im Bereiche des Verbindungsstückes umwindet ferner der in die „Zwischensubstanz" eingebettete Spiralfaden den Achsenfaden und endet an dem hinteren Halsknötchen (Fig 2).

Das Hals- und Verbindungsstück werden zusammen von einer „äußeren Hülle" umscheidet, die bis zum Hinterrande des Kopfes reicht. An unfertigen Spermien oft mehr oder minder aufgetrieben, liegt sie an fertigen Spermien den von ihr umschlossenen Teilen als glatte, sehr dünne Scheide dicht an.

Das Hauptstück des Schwanzes ist der weitaus längste Teil des ganzen Spermiums. Es besteht aus dem Achsenfaden und einer ihn dicht umschließenden homogenen Hülle. Am Hauptstück der Spermien des Wassermolches und des Salamanders bemerkt man während des Lebens eine auffallende Wellenbewegung zeigende Wellenmembran oder die Membrana undulatoria (s. Fig. 1). Sie soll auch bei menschlichen Spermien vorhanden sein, doch habe ich sie da nie gefunden.

Der Anheftungsgrad der Wellenmembran ist in einer linearen Rinne des Haupt- oder Achsenfadens eingefalzt. Ihr freier, halskrausenartig gewellter Rand enthält den Randfaden.

An die Membrana undulatoria kann sich bei manchen Spermien noch eine durch den „Nebenfaden" begrenzte Steuermembran anschließen (Fig. 1).

Das außerordentlich feine und nackte Endstück des Schwanzes ist stets viel kürzer als das Hauptstück.

Alle Fadenbildungen (Achsen-, Rand- und Nebenfaden) bestehen aus feinsten Elementarfibrillen (Achsen- und Randfibrillen in Fig. 1).

Im Hoden selbst sind die Spermien unbeweglich. Sehr lebhaft bewegen sie sich dagegen im entleerten Samen, vor allem durch Einwirkung des Prostatasaftes, und noch lebhafter in den weiblichen Geschlechtsteilen. Sie schnellen sich bohrend unter peitschenden Schwingungen des Schwanzes mit dem Kopfe voran und können so in flüssigen Medien Ortsveränderungen von 1,2–3,6 mm in der Minute ausführen, ja sogar den scheidenwärts gerichteten Flimmerstrom in Uterus und Eileiter überwinden. Da dieser Flimmerstrom die absterbenden, geschwächten und minderbeweglichen Spermien aufhalten, möglicherweise sogar aus dem Uterus herausflimmern kann, werden auf

dem Wege einer natürlichen Auslese gewöhnlich nur die lebensfähigsten Spermien zur Befruchtung gelangen können.

Die Dauer der normalen Beweglichkeit der Spermien ist bei äußerer Befruchtung, bei welcher die Spermien (wie bei den meisten Fischen und manchen Amphibien) im Wasser über die Eier entleert werden, nur kurz. Sie soll sich beispielsweise bei der Forelle nur eine halbe Minute erhalten. Die Lebensdauer der Spermien bei innerer Befruchtung in den weiblichen Generationsorganen ist eine sehr wechselnde. Während sie im Uterus bei Mäusen und Ratten schon nach etwa 8—10 Stunden absterben, hat man im menschlichen Uterus noch $7^1/_2$ Tage nach dem letzten Coitus bewegliche Spermien gefunden, und ihre Lebensdauer ist da jedenfalls oft eine noch längere. Auch in der Leiche bleiben sie noch tagelang bewegungsfähig. Im Eileiter des Haushuhnes bleiben sie mindestens 24 Tage befruchtungsfähig, und in den weiblichen Genitalien der winterschlafenden Fledermäuse behalten sie ihre Befruchtungsfähigkeit monatelang. Bei diesen Tieren findet nämlich die Begattung im Spätherbst, die Lösung der Eier aus dem Eierstock und die Befruchtung aber in der Regel erst im Frühjahre statt.

In der Spermaflüssigkeit sind die Spermien meist sehr lebenszähe. Sie ertragen langsames Gefrieren wie Erwärmen auf 50° ebenso wie Narkotisieren, ohne ihre Beweglichkeit dauernd einzubüßen. Schwache Alkalien begünstigen ihre Bewegungen, Säuren und namentlich destilliertes Wasser heben sie unter Ösenbildung an den Schwänzen auf. Selbst nach dem Glühen auf Platinblech erhält sich die Form der Spermien wegen hohen Kalkgehaltes auch noch nach deren Tode.

Durch Auswaschen alter Samenflecken sind die Spermienköpfe noch lange Zeit nachweisbar, eine für die gerichtliche Medizin in Notzuchtsfragen usw. wichtige Tatsache.

Fehlen die Spermien im Sperma, so spricht man von Aspermie. Das Fehlen des ganzen Ejakulates nennt man Aspermatismus.

Die Länge der Spermien schwankt bei den Wirbeltieren im Extrem zwischen 20 $\mu$ (Krokodile) und 2270 $\mu$ (bei der Froschart Discoglossus; $\delta\acute{\iota}\sigma\kappa o\varsigma$ = Scheibe, $\gamma\lambda\tilde{\omega}\sigma\sigma\alpha$ = Zunge).

Längenmaße einiger Spermien:

| | |
|---|---|
| Mensch: 52—70 $\mu$ | Hahn: 90—100 $\mu$ |
| Hund: 66 $\mu$ | Wasserfrosch: 52—73 $\mu$ |
| Katze: 60 $\mu$ | Discoglossus pictus bis über 2 mm |
| Stier: 65 $\mu$ | Wassermolch: fast $^1/_2$ mm |
| Eber: 55 $\mu$ | Siredon pisciformis (Mexikanischer |
| Schafbock: 70—75 $\mu$ | Molch): 360—430 $\mu$ |
| Pferd: 55—60 $\mu$ | Täuberich: 250—260 $\mu$ |
| Sperling: 200 $\mu$ | Knochenfische: ca. 30—55 $\mu$. |

Die Spermien wurden 1677 von dem Studenten Hamm in Leyden entdeckt und von dessen Lehrer Leeuwenhoek weiter studiert. Ihrer auffallenden Eigenbewegung halber wurden sie lange Zeit für parasitisch in der Samenflüssigkeit lebende Tiere gehalten, bis durch vergleichend histologische Studien ihre Zellennatur und Bedeutung erkannt wurde.

In einem Kubikmillimeter Sperma finden sich beim Menschen 60876, beim Hunde 61795 Spermien. Das Ejakulat des Hundes enthält in

ca. 950 cbmm im ganzen 55 778 000. In dem im Mittel etwa 3373 cbmm betragenden Ejakulat des Menschen ist ihre Zahl auf ca. 200 Millionen, beim Hengste auf 10 Milliarden geschätzt worden. Ein gesunder Mann soll während seiner zeugungsfähigen Jahre rund etwa 340 Billionen Spermien produzieren können!

## II. Die Geschlechtszellen des Weibes: Eizellen, Ovien.

Viel später als die meist winzigen Spermien, nämlich erst im Jahre 1827, wurden die Eierstockseier der Säugetiere und des Menschen durch C. E. v. Baer entdeckt. Wohl kannte man schon längst die mit bloßem Auge sichtbaren, mehr oder minder ansehnlichen Eier der übrigen Wirbeltiere, aber man übersah das kleine Eierstocksei des Menschen und der Säugetiere, und betrachtete den in den Blasenfollikeln der Eierstöcke enthaltenen Liquor folliculi als das von der Mutter stammende Bildungsmaterial für den Keimling oder Embryo.

Erst mit der Erkenntnis, daß in der ganzen Wirbeltierreihe mit Einschluß des Menschen Spermien und Eier **Zellen**, und zwar zu besonderen und wichtigen Leistungen im höchsten Grade differenzierte Zellen sind, war das einheitliche Gesetz für die Entwicklung der Wirbeltierembryonen gefunden und die Basis geschaffen, auf welcher die moderne Entwicklungslehre ihre Probleme erfolgreich in Angriff nehmen konnte.

Zurzeit werden aber immer noch als „Eier" ganz ungleichwertige Gebilde bezeichnet. Damit wird eine gewisse Verwirrung geschaffen.

So bezeichnet man als Eier:

1. die völlig ausgebildeten, reifen Geschlechtszellen des Weibes;
2. deren noch unreife Vorstufen;
3. die mit verschiedenen Hüllen umgebenen, nach außen abgelegten Eizellen, gleichgültig ob sie befruchtet sind oder nicht, oder ob sie sich schon zu einem dem Ausschlüpfen nahen Embryo entwickelt haben.
4. Auch die von ihren Hüllen umschlossene Frucht des Menschen und der lebendig gebärenden Säugetiere nennt man in der Geburtshilfe gewöhnlich „Ei". In diesem Falle spricht man besser von einer Fruchtblase und dem von ihr eingeschlossenen Embryo.

„Eier" im gewöhnlichen Sprachgebrauche heißen die von besonderen Hüllen und Schalen umschlossenen unbefruchteten oder

befruchteten Eizellen oder auch die schon in solchen zu Embryonen entwickelten Keime.

Die noch in den Follikeln des Ovarium befindlichen Vorstufen kann man als Eierstockseier den aus den Follikeln ausgetretenen Eizellen gegenüberstellen. Die reife befruchtungsfähige Eizelle heißt Ovium, die befruchtete Eizelle, da sie nun auch Teile der Samenzelle enthält, Spermovium. Bei Eintritt der an die Befruchtung anschließenden Furchung spricht man von gefurchten Keimen.

Wie jeder Zellkörper aus Plasma, so besteht auch der Eileib aus Ooplasma mit den in diesem eingeschlossenen Chondriosomen und aus dem Dotter. Das Protoplasma oder der Keim wird allein zum

Fig. 3. Schnitt durch eine Oocyte einer Frau von 26 Jahren, aus einem 1 mm weiten Follikel. Starke Vergrößerung Nach van der Stricht.

Aufbau des Embryo verwendet. Dem Zellkerne entspricht das Keimbläschen (Vesicula germinativa) mit dem Kernkörperchen oder Keimfleck (Macula germinativa).

Das Keimbläschen wurde im Vogelei 1825 von Purkinje, und 1834 von Coste im Säugetierei, der Keimfleck 1834 von R. Wagner entdeckt.

Eine der Zellmembran entsprechende, sehr unpassend als „Dotterhaut“ (Membrana vitellina) bezeichnete Hülle finde ich nur an Reifeiern oder der Reife nahen Eiern (Kaninchen, Meerschweinchen, Igel). Da sie nicht vom Dotter, sondern von dem Ooplasma gebildet wird, bezeichnet man sie richtiger als Eimembran.

Der auch als „Dotterkern“ bezeichnete Sphärenapparat oder das Oocentrum besteht, wie bei anderen Zellen auch, aus dem Centriol, dem Centrosoma und der das Centrosoma umgebenden Sphäre (Fig. 3 u. 12) oder dem Idiozoma.

Der Dotter (Vitellus, λέκιθος) wird als Stoffwechselprodukt der Eizelle bei den verschiedenen Wirbeltieren in sehr wechselnder Menge im Ooplasma aufgespeichert. Er bildet nur das Ernährungsmaterial für den sich entwickelnden Embryo gegenüber dem aktiven Ooplasma.

Die vielfach noch beliebte Unterscheidung in Bildungsdotter (Ooplasma) und Nahrungsdotter (Vitellus) verwerfe ich, da die Bezeichnung „Dotter" für das Ooplasma nur zu Mißverständnissen führt und unrichtig ist.

Der Dotter besteht aus konzentrierten Nährstoffen (Eiweißkörpern, Fetten, fettartigen Substanzen) und einem für die Blutbildung des Embryos wichtigen eisenhaltigen Paranuclein, dem Hämosiderin.

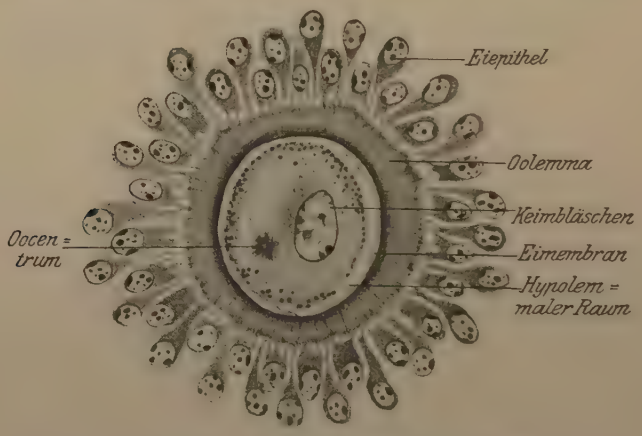



Fig. 4. Fertige Eizelle (Oocyte I. Ordnung) eines Igels, ca. 509:1.

Diese Stoffe sind in Form von Körnchen, Kügelchen, Plättchen, Kristalloiden oder Tropfen im Ooplasma abgelagert. Dazu können noch körnige oder diffuse Pigmente oder Farbstoffe kommen, welche die wechselnden Farben des Dotters und damit der Eizellen bedingen.

Die Dotteraufspeicherung und die dadurch gegebene wechselnde Größe der Eizellen stehen in einem bestimmten Verhältnisse zu Art, Ort und Dauer der Entwicklung des Keimlings.

Die Art und Dauer der Entwicklung ist vielfach abhängig von der Temperatur und von dem Medium, in welchem sich die Eier entwickeln (innerhalb oder außerhalb der Mutter, im Wasser, in der Erde oder in freier Luft). Auch die Ausbildung der verschiedenen Eihüllen wird hierdurch beeinflußt.

Man scheidet die eierlegenden Tiere in ovipare, deren Eier erst nach der Entleerung aus den mütterlichen Geschlechtsteilen befruchtet werden (Eier der meisten Fische und Amphibien) und in ovovivipare Tiere, deren Eizellen in den

Generationsorganen der Mutter befruchtet werden und sich auch in ihnen wechselnd weit entwickeln, so daß man in den eben abgelegten Eiern mehr oder weniger weit entwickelte Keime oder Embryonen finden kann (manche Amphibien, die meisten Reptilien, alle Vögel; von den Säugetieren nur die Kloakentiere: der Ameisenigel und das Schnabeltier). Entwickeln sich die Eizellen und Keime im Innern der Mutter noch weiter und werden, in freilich recht wechselnden Entwicklungszuständen, geboren, so spricht man von viviparen Tieren (alle Säugetiere mit Ausnahme der Kloakentiere; der Mensch, manche Reptilien; manche Amphibien; vereinzelte Fische, wie z. B. der glatte Hai).

Übrigens gehen die verschiedenen Typen der Ei- und Fruchtablage vielfach ineinander über und bilden mitunter eine unverkennbare Entwicklungsreihe vom Einfacheren zum Komplizierteren.

Die Eier der Oviparen und Ovoviviparen müssen, sich außerhalb der Mutter entwickelnd, den ganzen Nahrungsbedarf für den Embryo enthalten und deshalb mit bedeutenden Dottermassen und außerdem mit besonderen Schutzhüllen ausgestattet sein. Dem im Uterus sich entwickelnden Keime der Viviparen dagegen wird sein Bedarf an Nahrungsstoffen bis zur Geburt von seiten der Mutter geliefert. Die Eizellen der Viviparen enthalten daher nur wenig Dotter und bleiben deshalb den dotterreichen Eizellen der Oviparen und Ovoviviparen gegenüber sehr klein. Man denke an die Extreme: an die mit bloßem Auge kaum oder eben noch sichtbare Eizelle des Menschen und der viviparen Säuger und die Eizellen (Gelbei) der Vögel und Reptilien, speziell an die des Straußes, die größte kugelförmige tierische Zelle mit einem Durchmesser von zirka 10 cm!

Menge und Verteilung des Dotters in der Eizelle beeinflussen die Entwicklung nicht nur in physiologischer, sondern auch in morphologischer Hinsicht in hohem Grade. Viele auffallende und unverständliche Erscheinungen in der Entwicklung, namentlich der Säugetiere und des Menschen, werden nur unter Berücksichtigung der Dotterverminderung im Vergleich mit dotterreichen Eizellen niederer stehender Wirbeltiere verständlich. Wir müssen deshalb diese Verhältnisse genauer betrachten.

Je nach der Menge des in den Eizellen angehäuften Dotters unterscheidet man dotterarme (oligolecithale), mäßig dotterreiche (mesolecithale) und sehr dotterreiche (polylecithale) fertige Eizellen (ὄλιγος = wenig, μέσος = in der Mitte, πολύς = viel, λέκιθος = Dotter.)

Der Dotter liegt entweder diffus und gleichmäßig in den Lücken des Ooplasmas verteilt, etwa wie die Fetttröpfchen in den Zellen einer Talgdrüse (isolecithale Eizellen), oder er wird vorwiegend an einem Pole der Eizelle derart angehäuft, daß das Ooplasma mit dem Keimbläschen an den entgegengesetzten Pol verdrängt wird, etwa wie der

Kern und Plasmarest an einer Fettzelle. Das sind dann Eizellen mit end- oder polständigem Dotter (telolecithale Eizellen, τέλος = Ende). Bei ihnen kommt es zu einer ausgesprochenen Polarität der Eizelle. Man unterscheidet dann den vom Ooplasma mit dem Keimbläschen gebildeten Keim- oder animalen Pol von dem entgegengesetzten Dotter-, vegetativen oder Gegenpol.

Die beide Pole miteinander verbindende Linie heißt Eiachse. Ihre Mitte wird wie ein Globus vom Äquator von dem Eiäquator geschnitten.

Als Beispiel kleiner isolecithaler Eizellen kann die fertige Eizelle des Lanzettfischchens des Amphioxus lanceolatus oder Branchiostoma lanceolatum (βράγχια = Kieme, στῶμα = Mund) dienen (Fig. 15). Sie enthält, abgesehen von einer rein plasmatischen Rindenschicht (Exoplasma) im Oosplasma kleine kugelige Dotterkörnchen. Mehr Dotter enthalten schon die Eizellen der Lurchfische, Schmelzschupper, Neunaugen und Amphibien. Ihre zahlreichen Dotterelemente sind vorwiegend am Dotterpol angehäuft. Manche Amphibieneier sind am Keimpol mehr oder weniger stark pigmentiert (so z. B. die Eier der Frösche und Kröten).

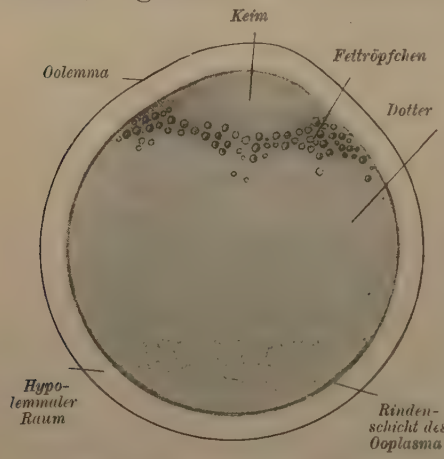


Fig. 5. Ei des Hechtes nach W. His.

Die fertigen Eizellen der Knochenfische bilden eine Übergangsreihe dotterarmer zu dotterreicheren Formen, und ihre Größe schwankt von Hirsekorn- bis Erbsengröße. Bei geringerem Dottergehalte sind sie klar und durchscheinend. Mit Zunahme der Dottermasse werden sie undurchsichtig und mehr oder minder pigmentiert. An den dotterreichen Formen bildet das Ooplasma am Keimpole eine dotterlose, hügelartige Auftreibung (Fig. 5), den Keim. Er enthält das Keimbläschen (in der Figur nicht abgebildet). Peripher vom Keime umhüllt eine dünne Rinden- oder Exoplasmaschicht den Dotter. Unter dem Keime sieht man die als „Ölkugeln“ bekannten, aber nicht aus reinem Fett bestehenden Tropfen, welche auch zu einem einzigen größeren Tropfen zusammenfließen können.

Sehr dotterreich sind die großen Eizellen der Selachier (Rochen und Haie), Reptilien, Vögel, sowie die etwa erbsengroßen des Ameisenigels und Schnabeltiers.

Die fertige polylecithale Eizelle dieser Tiere ist das seiner mehr oder weniger intensiven gelben Farbe wegen sogenannte Gelbei.

Es besteht, besonders deutlich bei Vogeleiern, aus konzentrisch um einen Kolben von weißem Dotter, die Latebra, geschichteten hellen und dunklen Lagen größerer und kleinerer gelber Dotterelemente. Eine dünne Schicht weißen Dotters umhüllt als Rindenschicht die ganze Dotterkugel. Auf der Latebra ruht der etwa 2 mm im Durchmesser haltende kreisrunde und bikonvexe Keim (vulgär Narbe, Hahnentritt) mit dem Keimbläschen.

Der weiße, eisenhaltige Dotter besteht aus farblosen, mit stark lichtbrechenden Gebilden durchsetzten Kugeln (Dottercytoide), die man nicht mit Leukocyten oder mit ihnen ähnlichen Zellen verwechseln darf. Den gelben Dotter bilden 25—100 $\mu$ große kugelige oder durch gegenseitigen Druck abgeflachte sehr hinfällige, äußerst feinkörnige Klümpchen und Schollen.

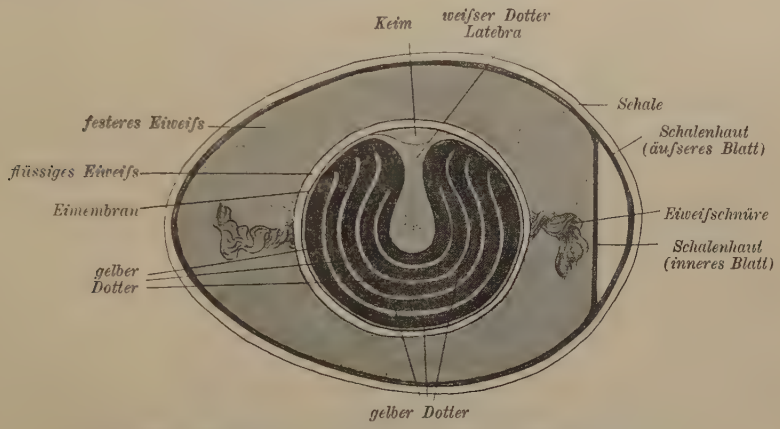



Fig. 6. Senkrechter Schnitt durch das abgelegte unbefruchtete Hühnerei.

Die Eizellen erhalten bei den verschiedenen Tieren nach Zahl und Beschaffenheit wechselnde Schutzhüllen; sie sind um die Eizellen oviparer und ovoviviparer Tiere aus den oben erwähnten Gründen besonders gut und widerstandsfähig ausgebildet, bei den Eizellen viviparer Tiere dagegen überflüssig geworden und mehr oder weniger rückgebildet, ja sie können nach kurzem Bestande vollkommen schwinden oder werden überhaupt nicht mehr angelegt.

Man unterscheidet primäre, sekundäre und tertiäre Eihüllen.

Als primäre Eihülle darf nur die vom Ooplasma selbst gebildete Eimembran bezeichnet werden (Fig. 4).

Eine sekundäre Eihülle, das Oolemma ($\omega\acute{o}\nu$ = Ei, $\lambda\acute{\varepsilon}\mu\mu\alpha$ = Schale, Haut, Zona pellucida, Chorion), wird von dem das Eierstocksei umschließenden Eiepithel geliefert.

Tertiäre Hüllen endlich erhält die aus dem Follickel ausgetretene Eizelle auf dem Wege nach außen als Ausscheidungen der Eileiter- oder Uterusschleimhaut in Gestalt von Gallert- oder Eiweißhüllen, von Schalenhäuten sowie von Horn- und Kalkschalen.

## III. Die Bildung der Eihüllen.

Die Eizellen mancher Knochenfische und Amphibien besitzen eine Eimembran. Nach außen von dieser werden sie von dem Oolemma umschlossen, und auf ihrem Wege durch die Eileiter und den Uterus erhalten sie noch eine Gallerthülle (Fig. 7).

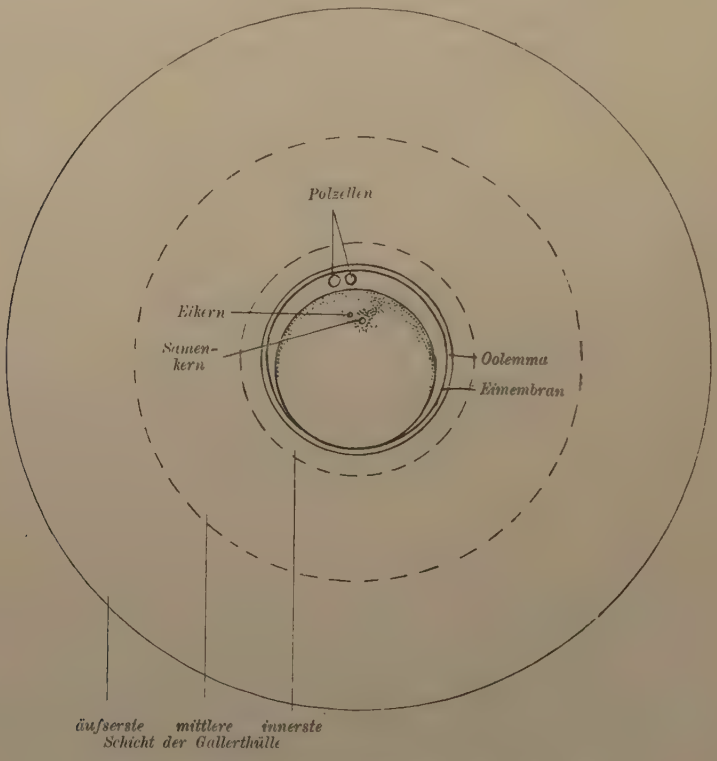



Fig. 7. Froschei in der Befruchtung nach O. Schultze.

Bei den Eizellen der Reptilien, Vögel und Monotremen tritt an Stelle der Gallerthülle eine wechselnde Menge von Eiweiß; dazu kommt dann noch die Schalenhaut und die Kalkschale (Fig. 6). Die im Prinzip nach Art und Ort gleiche Bildung dieser Hüllen studiert man am besten bei einem legenden Huhn (Fig. 8).

Das rechtsseitige Ovarium und die zugehörigen Ausführungswege sind bei den Vögeln rudimentär oder fehlen gänzlich. Es besteht nur das linke Ovarium mit Eileiter und mit dem in die Kloake mündenden Uterus. In wenigen Ausnahmen sind nur die rechtsseitigen inneren Geschlechtsorgane entwickelt und die linksseitigen rudimentär.

Das aus den Follikeln des traubenförmigen Ovariums in die Ampulle des Eileiters ausgetretene „Gelbei“ wird in etwa 6—8 Stunden durch die Peristaltik des Eileiters in den Uterus rotiert. Dabei wird es von einer durch die Eileiterdrüsen gelieferten Eiweißschicht umhüllt, die

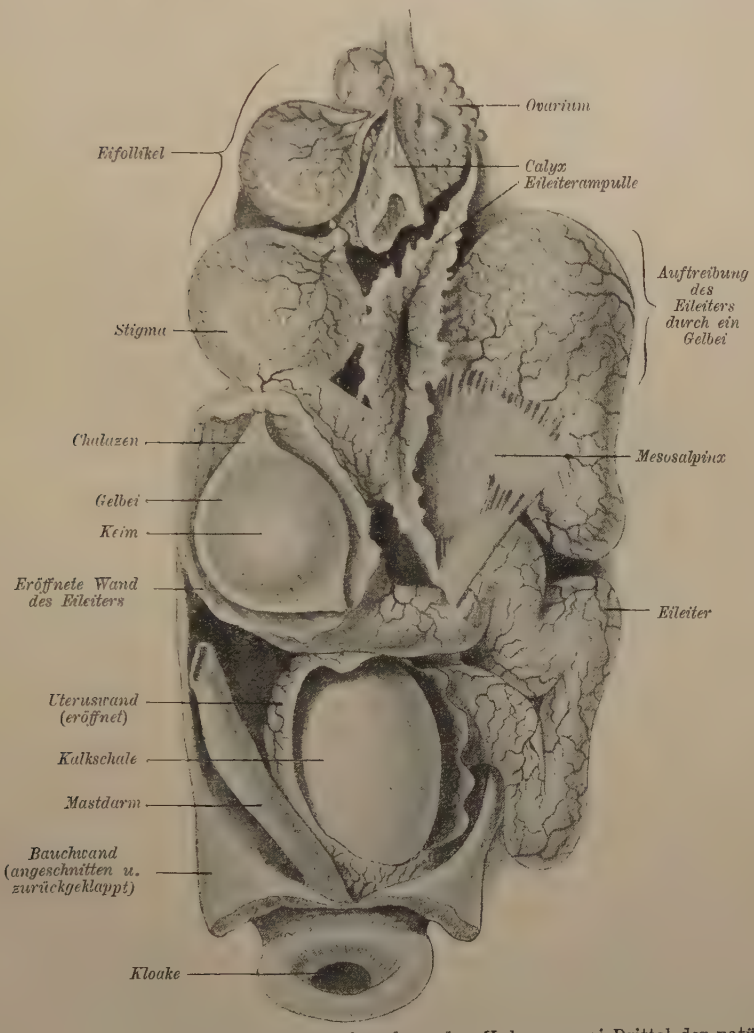



Fig. 8. Eierstock, Eileiter und Uterus eines legenden Huhnes, zwei Drittel der natürl. Größe, mit Zugrundelegung einer Figur von Duval.

sich durch die drehende Bewegung des Eies nach oben und unten in korkzieherartig gewundene Eiweißschnüre oder die „Chalazen“ ausziehen (χάλαξα = Hagelkorn; wegen ihres an schmelzende Hagelkörner erinnernden Aussehens so genannt). So wird das Gelbei auf seinem Wege durch den Eileiter zunächst von einer dünnflüssigen und weiter peripher von derberen Eiweißschichten umhüllt.

Im Uterus oder Eihälter verweilt das Ei etwa 12—24 Stunden. Dort wird im unteren Eileiterabschnitt die lederartige Schalenhaut und mit ihr die Kalkschale gebildet. Die Kalkschale ist von einer großen Menge feiner, radiär angeordneter Kanälchen durchsetzt und von der glatten, unvollkommen verkalkten Cuticula überzogen.

Auf der Höhe der Legeperiode können bei gutgenährten Hühnern gleichzeitig mehrere Eier, zwei in der Tube und eins im Eihälter, vorhanden sein, wie in Fig. 8. Ja es können sogar zwei nahe nebeneinander liegende Gelbeier in einem Eiweißmantel und einer Schale eingeschlossen werden. Auch taube, nur aus Eiweiß und Schale bestehende Eier kennt man. In die Kloake oder von dem Mastdarm

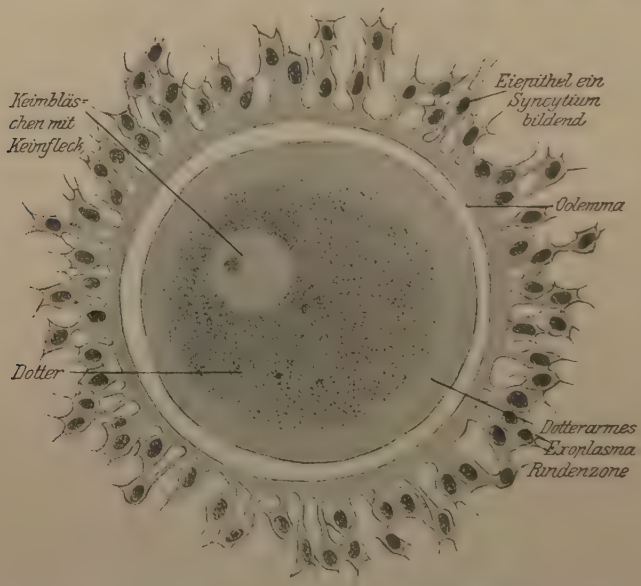



Fig. 9. Ausgewachsene Oocyte vom Menschen, frisch aus dem Eierstock entnommen nach Waldeyer. Vergr. ca. 300:1.

aus in den Eileiter gelangte Parasiten oder deren Eier sowie Insektenbeine und andere Einschlüsse können samt dem Eiweiß nachträglich von der Kalkschale umhülst werden.

An den im Wasser abgelegten Eiern der Fische und Amphibien (Fig. 7) bilden die Gallertmassen sehr elastische Schutzhüllen, welche die Gesamtmasse der Eier in Schnur- oder Klumpenform zum Laich verbinden und wie die Fäden der Hornschalen bei den Selachiern als Befestigungsmittel einzelner Eier oder ganzer Eiklumpen an Wasserpflanzen und Steinen dienen.

In dem wasserreichen Eiweiß liegt das Gelbei der Reptilien, Vögel und ovoviviparen Säuger wie in einem weichen, feuchten Kissen verpackt, vor Vertrocknung und Erschütterung geschützt. Dabei halten die Eiweißschnüre wie eine Art Puffer das Gelbei stets in gleicher Entfernung von beiden Polen der Schale, während es in der dünn-

flüssigen innersten Eiweißschicht schwimmt und dieselbe volle Beweglichkeit besitzt wie das Amphibienei in seiner Gallerthülle oder das Fischei in dem durch seine Kapsel eingedrungenen Wasser.

In beiden Medien drehen sich die sich selbst überlassenen Eizellen mit dem spezifisch leichteren Keimpol nach oben, mit dem schwereren Dotterpol nach unten. Dadurch werden die Keimpole dem Lichte und der Sonnenwärme oder der brütenden Mutter zugekehrt.

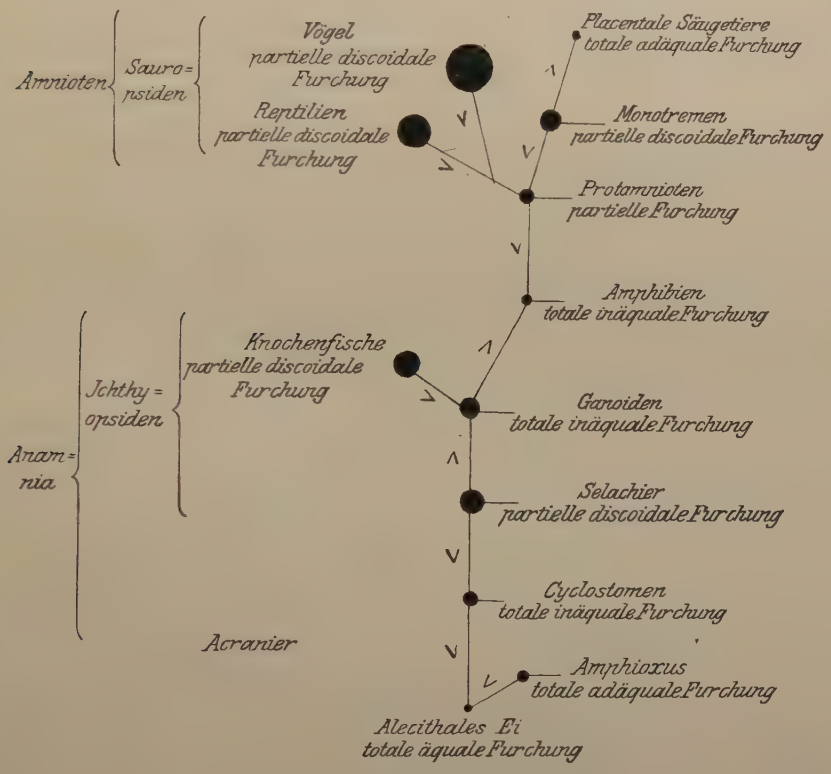



Fig. 10. Schema der Dotter-Zu- und Abnahme der Wirbeltiereizellen, etwas modifiziert nach C. Rabl. Man beginne das Studium von unten.

Die Porenkanälchen der Kalkschalen der Vogeleier dienen als Ventilationsöffnungen, durch welche nach der Eiablage Luft, namentlich zwischen die beiden Lamellen der Schalenhaut, in die Luftkammer am stumpfen Eipol eindringt. So entsteht ein Luftreservoir für den sich entwickelnden Embryo. Die im Wasser quellbare, in die Porenkanälchen eindringende Cuticula hindert das Eindringen von Wasser, Schimmel- und Spaltpilzen bis zu einem gewissen Grade.

Wie die Vogeleier verhalten sich im wesentlichen auch die schon ziemlich kleinen Eier der ovoviviparen Säugetiere (Ameisenigel und Schnabeltier). Das Ei des Ameisenigels besitzt eine Horn-, das des Schnabeltiers eine Kalkschale. Die Eizellen der Beuteltiere bilden nach Größe und Dottergehalt den Übergang zu den dotterärmeren und

kleinen Oocyten der placentalen Säugetiere und des Menschen. Meist liegt das etwas exzentrische Keimbläschen der Reife naher Eizellen in einer Menge ganz dotterfreien oder wenigstens dotterarmen Ooplasmas.

Von tertiären Eihüllen bestehen bei placentalen Säugern nur noch Andeutungen in Gestalt wechselnd dicker und vergänglicher, im Eileiter oder Uterus abgesonderter Gallerthüllen (Beuteltiere, Maulwurf, Pferd, Hund, Kaninchen, Katze).

Die Art und Weise, wie die Eier der verschiedenen Wirbeltiere Dotter aufspeichern oder verlieren, ist aus Fig. 10 ersichtlich.

Maße einiger fertiger (der Reife naher) Eizellen im Ovar:

Fertige Eizelle der Knochenfische: mohnkorn- bis erbsengroß
„ „ des Frosches: 1,5—2 mm,
„ „ „ Wassermolchs: 1,6—2 mm,
„ „ „ Feuersalamanders: 3,5—4 mm.
Gelbei des Huhnes: je nach Rasse im Durchschnitt ein- bis zweimarkstückgroß,
„ der Ente: je nach Rasse im Durchschnitt mindestens talergroß,
„ des Straußes: ca. $10^1/_2$ cm,
„ „ Schnabeltiers: 2,6 mm,
„ „ Ameisenigels 3—4 mm.

Fertige Eizelle der Maus und Ratte, ohne Oolemma: 0,9 —0,12 mm,
„ „ des Kaninchens, „ „ 0,18—0,20 „
„ „ der Hündin, „ „ 0,18 „
„ „ „ Katze, „ „ 0,12—0,15 „
„ „ des Schafes, „ „ 0,12—0,15 „
„ „ der Kuh, „ „ 0,10—0,15 „
„ „ „ Ziege, „ „ 0,14—0,16 „
„ „ des Menschen „ „ 0,22—0,30 „
Oolemma des Menschen, dick 7—11 $\mu$, Keimbläschen 30—45 $\mu$.

# IV. Die Entwicklung der Spermien und Ovien.

Die Geschlechtszellen der Wirbeltiere entwickeln sich in besonderen Organen, die man als Keimstöcke oder auch als Keimdrüsen, und zwar die männlichen als Spermarien oder Hoden, die weiblichen als Ovarien oder Eierstöcke bezeichnet.

Genaueres geben die Kapitel über die Entwicklung der Keimstöcke. Einstweilen mag der Hinweis genügen, daß in einem paarigen Streifen verdickten Peritonäalepithels, der Keim- oder Geschlechtsleiste, sich bei den Embryonen schon sehr früh vereinzelte größere Zellen finden, die Keimzellen oder Gonaden (Ursamenzellen, Ureizellen, *γονή* = Erzeugerin).

Aus ihnen entwickeln sich die Samen- oder Eizellen. Die Keimzellen sondern sich schon bei der Furchung des Keimes von den späteren, die Gewebe des Körpers bildenden somatischen Zellen ab und geraten schließlich in das Keimepithel der Geschlechtsleisten und mit diesem in die Anlage der Keimstöcke.

Die in den Keimstöcken eingeschlossenen Geschlechtszellen heißen im Hoden Spermiogonien, im Eierstock Oogonien (*γονεύειν* = erzeugen). Beide vermehren sich zunächst in der Vermehrungszone durch lebhafte mitotische Teilungen. Die letzte durch diese Teilungen gelieferte Zellgeneration, die Spermiocyten (*κύτος* = Schlauch, Zelle) I. Ordnung beim Manne, die Oocyten I. Ordnung beim Weibe, nehmen nun in der Wachstumszone namentlich als Oocyte an Größe beträchtlich zu (Fig. 17). Dann unterliegen sie in der Reifezone zwei rasch sich folgenden Teilungen. Jede Spermiocyte I. Ordnung zerfällt zuerst in zwei Spermiocyten II. Ordnung, deren jede durch abermalige Teilung zwei Spermiden liefert. Ebenso entstehen durch Teilung der Oocyten I. Ordnung je eine Oocyte II. Ordnung und eine kleinere Zelle, die erste Polzelle (so genannt, weil sie sich bei dotterreichen Eiern stets am Keimpole abschnürt), die sich nachträglich abermals in zwei kleine Zellen teilen kann. Die Oocyte II. Ordnung wird nun nach abermaliger Abschnürung einer zweiten Polzelle zum Reifei oder Ovium. Im Gegensatze zu den vier aus einem Spermiocyt I. Ordnung hervorgegangenen gleich großen Spermiden sind also die durch die wiederholten Teilungen eines Oocyten I. und II. Ordnung entstandenen vier Zellen von sehr ungleicher Größe (siehe Fig. 17 S. 37). Ein weiterer Gegensatz besteht darin, daß sich die vier Spermiden im Gegensatze zu der schon während der zweiten Teilung befruchtungsfähigen Oocyte II. Ordnung erst zu befruchtungsfähigen Spermien oder reifen Samenzellen umbilden müssen.

Die Wachstumsperiode der Oocyten beginnt unter gleichzeitiger Größenzunahme der Follikel schon im Embryonalleben und dauert, begleitet von der

mit dem Eintritt der Geschlechtsreife einsetzenden Reifung der Eizellen bis zum Erlöschen der Fortpflanzungsfähigkeit.

Jede der vier durch die Teilung der Spermiocyten II. Ordnung gelieferten Spermiden enthält ebenso wie das Ovium nur die Hälfte der für die Körperzellen desselben Individuums typischen Chromosomenzahl.

Über die Art und Weise, wie und wann diese Reduktion der Chromosomenzahl in den Samenzellen sich vollzieht, ist eine Einigung noch nicht erzielt. Im allgemeinen wird eine Äquations- und eine Reduktionsteilung unterschieden. Die Äquationsteilung erfolgt

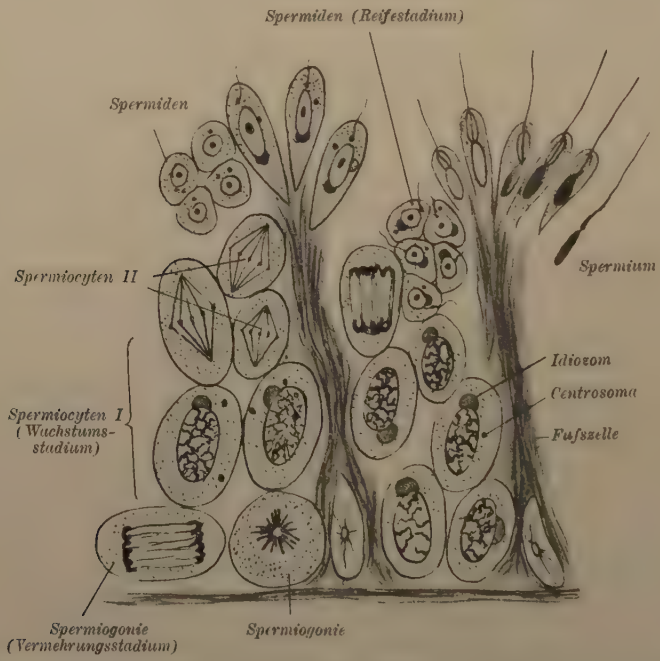



Fig. 11. Schema der Spermiogenese. Schnitt durch die Wand eines Samenkanälchens.

wie bei der gewöhnlichen Mitose durch Längsspaltung der Chromosomen, und jeder auf diese Weise gelieferte Spermiocyt II. Ordnung enthält also so viel Chromosomen wie eine Körperzelle, z. B. beim Feuersalamander, bei dem wegen der Größe seiner Kerne und seiner Chromosomen eine sichere Zählung möglich ist, 24, wahrscheinlich eben soviele auch beim Menschen. Bei der Teilung der beiden Spermiocyten II. Ordnung aber bleibt die Längsteilung der Chromosomen aus, und die durch diese Teilung gelieferten vier Spermatiden enthalten nur je zwölf Chromosomen, also nur halb so viel wie die Körperzellen des gefleckten Salamanders. Daher heißt diese Teilung Reduktionsteilung. Ihre Bedeutung wird bei der Befruchtung erörtert werden.

Die durch die Reifeteilungen gelieferten, oft in Bündeln zusammenliegenden Spermiden sind kleiner als die Spermiocyten II. Ordnung und liegen zuerst neben, dann in den fingerartigen freien Enden der mit den Geschlechtszellen in den Hoden eingestülpten Epithelien der Keimleiste. Diese bilden durch verschmelzende Fortsätze ihrer Basalenden ein Syncytium (σύν zusammen) und heißen nun Fuß- oder Nährzellen. Ihnen entsprechen im Ovarium die Follikelepithelien. Follikelepithelien und Nährzellen leiten von den Körperzellen Ernährungsflüssigkeit zu den Geschlechtszellen. Schließlich lösen sich die Spermien

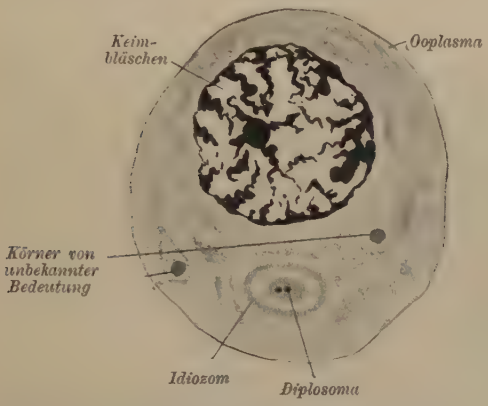



Fig. 12 *A*. Oocyt I. Ordnung von einem zwölftägigen Meerschweinchen. Nach Guritsch.

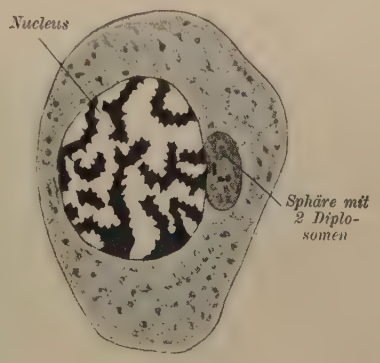



Fig. 12 *B*. Spermiocyt I. Ordnung vom Meerschweinchen. Nach Meves.

von den Fußzellen ab und gelangen durch die ausführenden Samenwege (Tubuli recti, Rete testis, Nebenhoden, Ductus deferens) in die Ampullen der Samenleiter und in die Samenblasen. Die Umbildung der Spermatiden in die Spermien vollzieht sich beim Menschen und bei den Wirbeltieren im wesentlichen nach dem gleichen Prinzip.

Der bei der Kern- und Zellteilung so wichtige Sphärenapparat, d. h. das Centriol, das Centrosoma und die Sphäre, findet sich auch in den Geschlechtszellen als Spermio- und Oocentrum. Die Kapsel, Strahlung und Zwischensubstanz der Sphäre (ohne Centrosoma) wird bei den Geschlechtszellen unter dem Namen Idiozoma zusammengefaßt (ἴδιος = eigen, ζῶμα = Gürtel).

## V. Die Reifung der Samenzellen.

Die Bildung und Reifung der Samenzellen gestaltet sich bei den Säugetieren im wesentlichen folgendermaßen (Fig. 13).

Während sich der ursprünglich zentral gelegene (Fig. 13 *a*) Kern exentrisch verlagert (*b*), nehmen die färbbaren Körner im Inneren

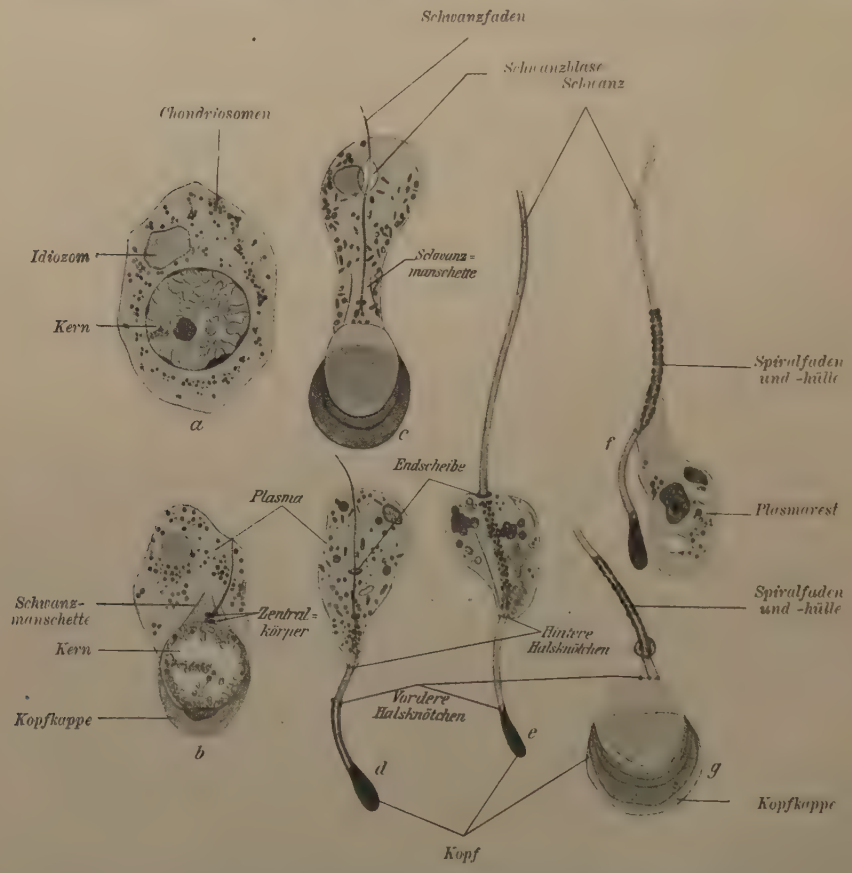



**Fig. 13. Entwicklung der Samenzellen des Meerschweinchens, nach Duesberg.**
*a* Spermiogonie, *b* bis *f* Spermiden, *g* Spermium; *c* u. *g* von der Fläche, *d*, *e*, *f* von der Kante gesehen. Sehr starke Vergrößerung.

des Idiozoms an Zahl ab, an Größe zu und verschmelzen zu einem großen, dem Kern anliegenden mondsichelförmigen Gebilde (*b* u. *c*), das sich in zwei Zonen sondert und zur Kopfkappe und zum Spitzenknopfe wird (*c* u. *g*). Die Zentralkörper liegen in den Spermiden nicht mehr in dem Idiozom, sondern zunächst nahe der Plasmaoberfläche (Fig. 11). Aus dem der Zelloberfläche näher

liegenden wächst ein feines Fädchen, die Anlage des Schwanzfadens aus (Fig. 11). Das kernwärts gelegene Zentralkörperchen wird stäbchenförmig und verbindet sich mit dem Kern. Darauf zerfällt es z. B. bei dem Meerschweinchen, bei dem der Vorgang am genauesten untersucht ist, in drei kleine Knötchen (Fig. 13, *c*). Das periphere Zentralkörperchen zerfällt in zwei Teile. Der proximale Teil sondert sich ebenfals in drei Knötchen (hinterer Halsknötchen), die sich mit den drei dem Kern dicht anliegenden vorderen Halsknötchen verbinden, und einen peripheren Ring, der sich an dem Achsenfaden bis zum Ende des Verbindungsstückes verschiebt (Schlußring, Endscheibe, Fig. 13, *d*). Der Kern ist inzwischen aus dem Plasma ausgetreten, plattet sich unter Verdichtung seines Chromatins ab und bildet den Kopf der Samenzelle (*c* von der Fläche, *d* von der Kante gesehen). Dieser ist also ein Abkömmling des Kernes. Um den Achsenfaden des Schwanzes entsteht die schlauchförmige, später wieder schwindende „Schwanzmanschette" (*b* und *c*). Eine aus dem Plasma herauswandernde „Schwanzblase" umhüllt den Schwanzfaden (*c*). Aus dem Plasmarest und den in ihm enthaltenen Chondriosomen bildet sich die Hülle des Achsenfadens, der Spiralfaden, die Spiralhülle, sowie die äußere Hülle des Verbindungsstückes (*e* und *f*). Der abgeschnürte Plasmarest der Spermide wird von den Nährzellen aufgenommen und resorbiert. Die Endscheibe ist an der Spermide im Nebenhoden nicht mehr nachweisbar.

Die Tatsache, daß jedes Spermium die auch in den Körperzellen vorhandenen wichtigen Zellorgane enthält, ist von größter Bedeutung für eine richtige Auffassung seiner Rolle bei der Befruchtung.

Während der Reifung und auf dem langen Wege nach außen, zum Teil auch erst in den weiblichen Geschlechtsorganen nach der Begattung trennen sich die Spermien, soweit sie, wie z. B. bei gewissen Amphibien, zu Gruppen oder Bündeln vereinigt waren, unter zunehmender Beweglichkeit voneinander.

Bei der höchst komplizierten Bildungsweise der Spermien sind auch abnorme Formen, Teratospermien (Doppelköpfe mit einem Schwanz, Doppelschwänze und verkrüppelte Spermien sowie Riesen- und Zwergspermien) nicht gerade selten.

Die Spermiogenese besteht bei gesunden Menschen bis ins hohe Alter. Bei wildlebenden Tieren treten zwischen den Brunstperioden Ruhepausen mit Rückbildung der Nähr- und Geschlechtszellen und wohl auch der schon ausgebildeten Spermien ein. Bei geschlechtsreifen domestizierten Tieren und bei dem gesunden geschlechtsreifen Menschen findet man immer Samenbildung.

# VI. Die Eireife und Befruchtung.

## 1. Die Reifung.

Parallel der Eireife führt die Follikelreife zur Ausstoßung der Eizelle aus dem Follikel. Gepaart sind diese wichtigen Vorgänge mit periodischen, anatomischen Veränderungen im weiblichen Geschlechtsapparat, welche durch Erregung des Geschlechtstriebes zur Begattung drängen und gleichzeitig bei Viviparen die Uterusschleimhaut zur Aufnahme und Ernährung des befruchteten Eies vorbereiten.

Unter Ovulation versteht man den Austritt einer (unipare Tiere) oder mehrerer Eizellen (multipare Tiere) aus geplatzten Follikeln. Da der Austritt mehrerer Eizellen, welche zusammen eine Eiserie bilden, nicht gleichzeitig, sondern nacheinander in kürzeren oder längeren Zeiträumen erfolgt, so spricht man in diesem Falle von einer Ovulationsperiode.

Die Ovulation tritt während der anatomischen Veränderungen der Brunst auf. Da diese bei stattgehabter Befruchtung der Eizelle sich direkt in die Veränderungen des schwangeren Uterus fortsetzen und in innigster Beziehung zur Ernährung der Frucht stehen, werden sie in dem betreffenden Kapitel abgehandelt werden. Bei den wildlebenden Tieren fallen Brunst und Ovulation zusammen. Beim geschlechtsreifen menschlichen Weibe soll die Ovulation in allen Phasen eines in der Regel sich über 28 Tage erstreckenden Menstruationszyklus eintreten können.

Gegen Ende der vierziger Jahre hören Menstruation und Ovulation auf, und die Weiber treten in das Klimakterium, d. h. sie werden steril, unfruchtbar; ebenso tritt bei alten weiblichen Tieren keine Ovulation und Brunst mehr ein, sie werden „gelt".

Vor der Ovulation lockert sich im reifen Follikel, der bei den Säugetieren mit Ausnahme der ovoviviparen Monotremen, stets ein Folliculus vesiculosus ist, der Zusammenhang des Cumulus ovigerus mit der Epitheltapete des Follikels. Der Cumulus hängt mit ihr nur noch durch einzelne Zellstränge, die Retinacula, zusammen. Schließlich lösen sich auch diese.

Die Ovulation vollzieht sich durch Platzen der Theca des prallen Follikels. Diese reißt, durch den Liquor folliculi gedehnt und durch die starke Füllung ihrer Blutgefäße durchsaftet, an einer gefäßlosen Stelle, der Narbe oder dem Stigma ein, und die mit dem Liquor folliculi entleerte Eizelle wird nun von der Ampulle des Eileiters aufgenommen.

Das Eiepithel ist schon einige Zeit vor der Ovulation gequollen und zu mehr oder weniger langen Spindeln ausgezogen. Seine Zellen umgeben wie ein Strahlenmantel die austretende Eizelle und werden nun Corona radiata genannt.

Bei den Fischen und Amphibien treten die Eier aus den geplatzten Follikeln in die Bauchhöhle und gelangen dann entweder durch die Genitalpori nach außen oder durch die Eileiterampulle in die Eileiter und werden dann durch diese nach außen entleert.

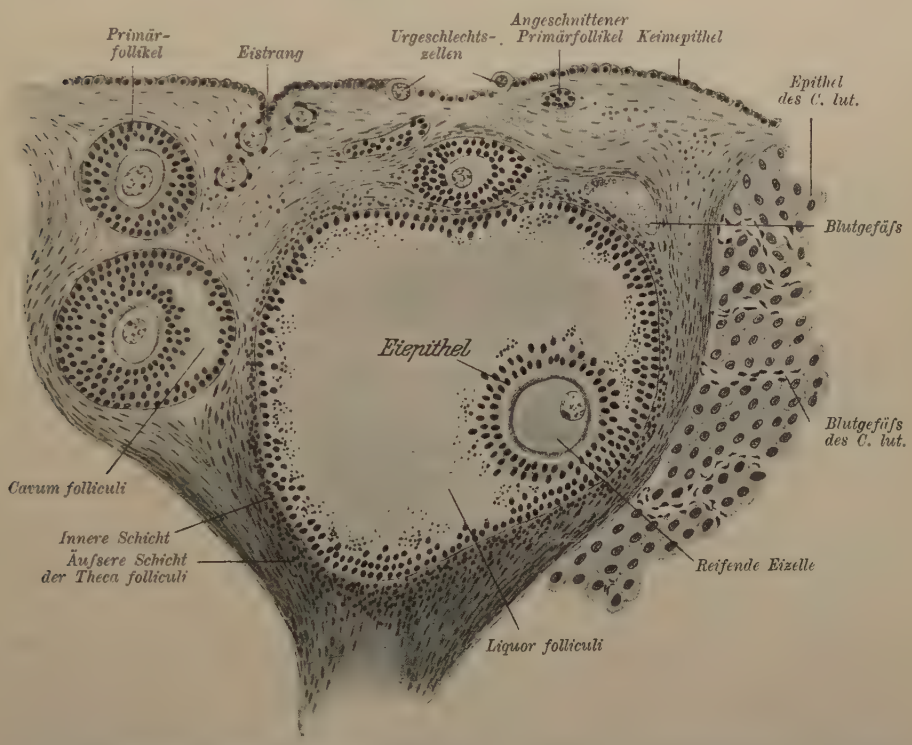



Fig. 14. Keimepithel, Urgeschlechtszellen, Eistränge, Primordial- und Blasenfollikel von der Hündin. Vergr. 300 : 1.

Bei den Vögeln umfaßt die Ampulle einen dem Platzen nahen, nur aus Theca und Epithel bestehenden Follikel oder stülpt sich über den ganzen Eierstock, wie das auch bei dem Menschen und von mir bei den Wiederkäuern beobachtet wurde. Bei Säugetieren, deren Eierstöcke in einer Bauchfelltasche (Ovarialtasche) liegen, schiebt sich die Eileiterampulle über die Spalte dieser Tasche (Pferd, Schwein, Fleischfresser).

Abgesehen von dieser durch die Muskulatur der Eileiterampulle ermöglichten Beweglichkeit ist für die Überführung der kleinen Säugetiereier der uteruswärts gerichtete Wimperstrom des Flimmerepithels der Fimbria ovarica und des Eileiters von Bedeutung, sofern er die

im Liquor schwimmende Eizelle in den Eileiter hereinspült. Sehr wahrscheinlich begünstigen aber auch noch peristaltische Bewegungen des Eileiters die Ansaugung der Eier und ihre Weiterbewegung in der Tube.

## 2. Das Corpus luteum.

Die Berstung des Follikels wird von einer beträchtlichen (Mensch, Pferd, Schwein, Kuh) oder nur geringen Blutung (Nager, Raubtiere, kleine Wiederkäuer) in die leere Follikelhöhle begleitet.

Bei Vögeln und Reptilien heißen die zerrissenen, leeren, gestielten und gefalteten Follikel ihrer Becherform wegen Calices (Fig. 8).

Unmittelbar nach der Eröffnung des Follikels, ja mitunter schon vorher, beginnt die Bildung einer wechselnd pigmentierten, den Substanzverlust deckenden Epithelwucherung, welche zur Bildung des gelben Körpers oder des Corpus luteum führt.

Die Bildung des Corpus luteum ist in lückenloser Weise nur von Tieren, von den Menschen aber nur ungenügend in vereinzelten Stadien bekannt. Das Epithel am Grunde des zusammengefallenen Follikels schichtet sich durch vorübergehende mitotische Teilung. Die Follikelepithelien wachsen etwa bis zum Zehnfachen ihrer ursprünglichen Größe heran. Diese verdickte Epithelwand umgibt dann den aus Blutgerinnseln, Blutplasma und zerfallenden Zellen bestehenden „Kern des Corpus luteum“ und schließt früher oder später auch die meist etwas gewulstete Rißstelle. Mitunter entsteht bei dem menschlichen Weibe und bei Säugetieren eine zentrale mit Flüssigkeit erfüllte Höhle noch lange nach dem Verschlusse der Rißstelle und nach Aufsaugung des Blutgerinnsels.

Von der inneren Thecaschicht wachsen dann (Fig. 14) feine radiäre Bindegewebszüge und Kapillaren in die Epithelmasse des gelben Körpers ein und vaskularisieren ihn. Gefäße und Bindegewebe nehmen in der Folge oft bis zum mehr oder weniger vollständigen Verbrauch der Tunica interna der Theca folliculi zu. In den Epithelzellen des gelben Körpers, mitunter aber auch in den Bindegewebszellen der inneren Thecaschicht treten nun kleine Vakuolen (Sekret?), Fett- und gelbe Farbstoffkörnchen (Lutein) auf. Die Epithelzellen werden zu Luteinzellen. Das ganze Gebilde erscheint nun mehr oder weniger intensiv gelb (daher der Name „gelber“ Körper) oder durch Beimengung von Hämatoidinkristallen (Kuh) orangegelb oder ziegelrot gefärbt.

Bei Nagern und Fleischfressern tritt die gelbe Farbe bedeutend zurück, auch findet man bei manchen Tieren mehr graurötliche oder fleischfarbige Formen (Kaninchen, Schaf). Gleichzeitig mit diesen Vorgängen wächst der gelbe Körper und kann bei uniparen Typen (Mensch, Stute, Kuh) haselnuß- oder wallnußgroß werden und be-

trächtlich über die Oberfläche des Ovars hervorquellen. Wesentlich kleiner bleiben die gelben Körper der Multiparen (Schwein, Hund, Katze, Nager).

Wird das ausgetretene Ei nicht befruchtet, so bildet sich der gelbe Körper des menschlichen Weibes durch die bald wieder eintretende und die nächste Menstruation einleitende starke Blutfüllung des Ovariums sowie durch den dadurch bedingten regeren Stoffwechsel meist rasch zurück: Corpus luteum menstruationis. Bei eingetretener Befruchtung dagegen wird die Blutmasse in dem Generationsapparat während der Schwangerschaft in den Uterus und die Scheide geworfen, die Ovarien werden, wie ich das an Schafen und Hündinnen regelmäßig feststellen konnte, blutarm, und die Rückbildung des gelben Körpers zur Narbe verzögert sich oft bis zu der Geburt: Corpus luteum graviditatis.

Die alten Bezeichnungen „Corpus luteum spurium“ für das C. lut. menstruationis und „Corpus luteum verum“ für C. lut. graviditatis sind aufzugeben, denn jedem Follikelsprung folgt die Ausbildung eines gelben Körpers, mag die Eizelle befruchtet werden oder nicht. Beide gelbe Körper sind vollkommen gleich gebaut und unterscheiden sich nicht einmal immer, wie man früher annahm, durch die kürzere odere längere Zeit ihres Bestehens.

Schließlich schrumpft nach fettigem Zerfall der Luteinzellen das Bindegewebsgerüst des gelben Körpers und bildet eine aus verkleinerten Luteinzellen und derbem Bindegewebe bestehende gefäßarme oder bei völliger Rückbildung gefäßlose Narbe, Corpus fibrosum. Dies kann weiß sein (Corpus candicans) oder schieferfarbig grau bis schwärzlich (Corpus nigrescens). Auch intensiv rote Narben (Corpus rubescens) kennt man in den Ovarien bei Tieren (namentlich bei der Kuh).

Die Ovulation erfolgt (bei Menschen, Affe, Katze, Ratte, Maus) unabhängig von der Begattung, denn man findet auch bei in Einzelhaft gehaltenen Tieren geplatzte Follikel und ausgetretene Eizellen. Beim Kaninchen und bei der Katze wird die Ovulation aber von der Begattung beeinflusst und tritt bei der Katze am Ende des zweiten Tages nach der Begattung ein.

Wahrscheinlich können die bei der Begattung an der glatten Muskulatur der Mesometrien sich abspielenden reflektorischen Kontraktionen die Zerreißung der reifen Follikel begünstigen, denn man kann durch Zulassung der Begattung die Dauer der Brunst abkürzen (Katze).

Die Bedeutung der Corpora lutea ist nichts weniger als klar. Ihr drüsenähnlicher Bau deutet auf eine Funktion durch innere Sekretion.

Nur ein kleiner Teil der im Ovarium des Menschen und der Säugetiere vorhandenen Eizellen reift vollkommen aus und wird durch Ovulation aus den Eierstöcken entleert. Ein viel größerer Teil geht, ohne befruchtet zu werden, zugrunde. Es besteht also ein auffallender Gegensatz durch die schon nach der Geburt einsetzende Verminderung der Eizellen im Vergleich zu den nach Eintritt der Geschlechtsreife durch immer neue Nachschübe vermehrten Samenzellen.

Nach einer neueren Schätzung beträgt die Zahl der im Ovarium eines 17jährigen Mädchens vorhandenen Follikel etwa 17600, also in beiden Ovarien etwa 35000. Rechnet man die Dauer der Geschlechtstätigkeit vom 15.—45. Jahre, so würde ein weibliches Individuum (mit Abrechnung aller Störungen in der regelmäßigen Geschlechtstätigkeit durch Erkrankungen) in 30 Jahren — die Ovulationsperioden rund zu 30 Tagen angenommen — etwa 360 Eier durch Ovulation ausstoßen. Eventuelle Ausstoßungen von zwei oder mehr Eiern aus einem oder mehreren Follikeln sind dabei nicht berücksichtigt. Rechnet man weiter dazwischen im Mittel etwa fünf normale Schwangerschaften ohne Rücksicht auf die Möglichkeit mehrfacher Fehlgeburten, so würden $5 \times 10 = 50$ Monate und damit 50 Eier von der Gesamtsumme von 360 Eiern abgehen. Längere Unterbrechungen in der Ovulation durch die Säugeperioden sind ebenfalls unberücksichtigt. Es blieben also, wenn wir die $360 - 50 = 310$ oder rund 300 Eier, welche entleert werden, von den 35000 Eianlagen an beiden Ovarien abziehen, noch etwa 34700 Eianlagen übrig. Was wird aus ihnen?

Schon nach der Geburt tritt bei den höheren Wirbeltieren eine Rückbildung zahlreicher Follikel und ein Zerfall der in ihnen enthaltenen Eizellen ein und dauert während des ganzen Lebens an. Diese Rückbildungen beginnen entweder schon an den Primordialfollikeln oder erst an den Blasenfollikeln. Im ersten Falle degeneriert meist zuerst die Eizelle, und dann folgt das Follikelepithel. Im zweiten Falle leitet sich die Degeneration an den Zellen des Cumulus ovigerus und des Follikelepithels ein. Das Chromatin des Kernes ballt sich zusammen, und Kern und Zellkörper gehen zugrunde. Der ganze Vorgang wird als Chromatolyse (*χρῶμα* = Farbe, *λῦσις* = Auflösung) bezeichnet. Der Eileib degeneriert und wird schließlich meist durch Wanderzellen, welche durch das mehr oder minder gefaltete, am längsten erhaltene Oolemma einwandern, zerstört. Oft findet man, besonders schön bei der Hündin, ganze Haufen kugeliger, gelblich pigmentierter Wanderzellen innerhalb des Oolemmas. In anderen Fällen bilden die Wanderzellen im Oolemma mehr oder minder deutliche Netze. Wie die Eizellen, so wird schließlich der ganze Follikelinhalt aufgelöst. Gleichzeitig kann sich die Tunica interna verdicken, und es tritt dann eine helle undurchsichtige „Glashaut" von beträchtlicher Dicke auf. Die vielfach gefaltete Follikelwand umhüllt dann außer dieser auch noch eine mitunter gelblich pigmentierte Zellmasse, in dem noch die abgestorbene Eizelle liegen kann. Schließlich wird das Ganze in ein bindegewebiges Corpus fibrosum atreticum (*ἄτρητος* = nicht geöffnet), in eine Art Narbe umgewandelt.

Noch viel reichlicher als bei den Säugetieren und bei dem Menschen ist die Ausstattung niederer Wirbeltiere, namentlich der Fische, mit Eiern. Hier werden oft in einer einzigen Laichperiode mehrere hunderttausend Eier (so z. B. beim Karpfen 330000) abgelegt. Auch besteht im Gegensatze zu den höheren Wirbeltieren die Möglichkeit der Neubildung von Eizellen. Mit der zunehmenden Sicherung der Befruchtung und Brutpflege nimmt die Zahl der Eier, je höher wir in der Wirbeltierreihe nach oben gehen, ab. Aber bei allen Wirbeltieren geht ein großer Prozentsatz nicht ovulierter Eier im Ovarium zugrunde, und es scheint, als ob nur die besternährten und lebensfähigsten bei der Ovulation entleert würden.

Kehren wir nun zu den inzwischen sich abspielenden Reiferscheinungen an der Eizelle zurück.

## 3. Die Eireife.

Unter Eireifung versteht man die ganze Periode des Wachstums der Oocyte nach der letzten mitotischen Teilung einer Oogonie bis zur vollendeten Abschnürung

der Polzellen. Hierbei können Reifevorgänge am Eileib (d. h. die Aufspeicherung und Anordnung einer für die Art charakteristischen Dottermenge im Ooplasma, die Zunahme des Ooplasmas und die Bildung der primären und sekundären Hüllen) von den Reifeerscheinungen am Keimbläschen oder von der Kernreife unterschieden werden. Damit ist nicht gesagt, daß beide unabhängig voneinander verlaufen.

Jede fertige Eizelle besitzt eine für die Spezies charakteristische Größe und ebenso eine bestimmte Dottermenge. Aber die fertige Eizelle ist noch nicht reif.

Die Reifevorgänge leiten sich bei den Säugetieren dadurch ein, daß der Zusammenhang der Eioberfläche mit den radiären Zellausläufern der Eiepithelien sich löst. Der Eileib zieht sich von dem schon vorher teilweise verdichteten Exoplasma, das nun als außerordentlich feine Eimembran abgehoben wird, zurück, und es entsteht zwischen beiden eine schmale, mit einer vom Ooplasma ausgeschiedenen Flüssigkeit, dem Eisafte erfüllte feine Spalte. Eine zweite Spalte, den hypolemmalen Raum, bemerkt man zwischen Oolemma und der Eimembran. Auch er ist mit Flüssigkeit erfüllt.

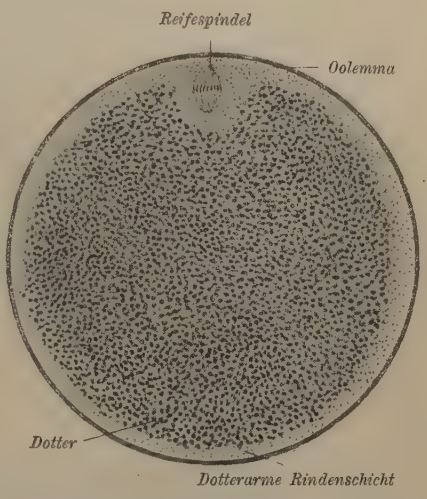



Fig. 15. Eben aus dem Ovarium ausgestoßene Eizelle des Lanzettfischens (Branchiostoma lanceolatum) mit Reifespindel. Nach Sobotta. Das Oolemma begrenzt die Eizelle als dunkler Kontur, unter ihr die dotterfreie Rindenzone des Ooplasmas, das übrige Ooplasma gleichmäßig mit Dotter durchsetzt (isolecithaler Typus). Am Keimpol die radiär eingestellte Reifespindel innerhalb des dotterfreien Keimes mit äquatorial angeordneten Chromosomen. Vergr. 500:1.

Die Kernreife beginnt mit sehr komplizierten Veränderungen im Keimbläschen selbst, die aber gegenwärtig keineswegs so klargestellt sind, daß eine für alle Wirbeltiere passende Beschreibung in Kürze möglich ist.

Die Kernreife endet mit der Abschnürung der Polzellen.

Schon einige Zeit vor dem Follikelsprung rückt das Keimbläschen an die Oberfläche der Oocyte. Der Keimfleck oder die mehrfach vorhandenen Keimflecken und die Membran des Keimbläschens schwinden. Aus dem Chromatin entstehen Chromatinschleifen, die sich der Länge nach teilen.

Dann bildet sich eine zuerst schief oder paratangential gerichtete Spindel (Fig. 16 *A*), die erste Pol- oder Reifespindel, die sich allmählich radiär einstellt.

Die Polspindeln besitzen keine Centrosomen und keine Polstrahlung. Die Spindelfasern enden an den Spindelpolen ohne Konvergenz wie abgeschnitten. Das Oocentrum scheint während der Spindelbildung zu schwinden.

Über dem peripheren Spindelende entsteht eine knopfartige Vorwölbung des Ooplasmas, die auch Dotterelemente enthalten kann. Gleichzeitig ordnen sich die Chromatinschleifen zum Dyasterstadium. Die Spindel wird dann wie bei jeder Mitose nach Auftreten deutlicher Zentralspindelkörperchen im Äquator halbiert und ihre periphere Hälfte wird mit den zugehörigen Chromatinschleifen und dem Ooplasmahügel als erste Polzelle oder Polocyte abgeschnürt.

Der ganze Prozeß ist somit eine äquale Kern-, aber sehr inäquale Ooplasmateilung.

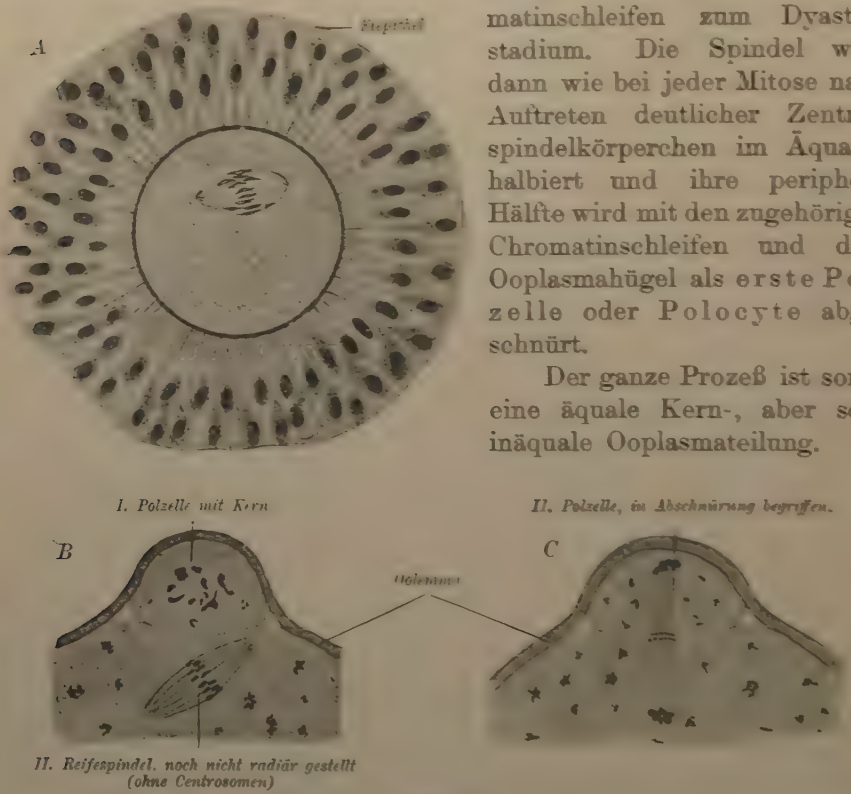



Fig. 16 *A*, *B*, *C* Abschnürung der Polzellen bei der Maus, nach Sobotta.

Unmittelbar auf die Abschnürung der ersten Polzelle kann ohne eingeschobenes Ruhestadium des Keimbläschenrestes und ohne Längsspaltung der im Ooplasma zurückgebliebenen Chromosomen (χρῶμα = Farbe, σῶμα = Körper) die Bildung der zweiten Polspindel und die Abschnürung der zweiten Polocyte folgen. Hierdurch wird die für die Spezies typische Chromosomenzahl halbiert.

Der schwer färbbare Rest des Keimbläschens entspricht nun einem „Halbkern", der natürlich viel kleiner als das ursprüngliche Keimbläschen ist und nur die Hälfte der ursprünglichen Chromosomenzahl enthält. Er heißt nun Eikern und rückt wieder mehr

in die Mitte des Ooplasmas. Nun ist die Eizelle als Ovium zur Befruchtung reif.

In atretischen Follikeln hat man ebenfalls Spindelbildungen an den Oocyten beobachtet. Solche Oocyten gehen aber stets im Verlaufe der Follikelatresie rasch zugrunde.

Die Abschnürung der Polzellen ist eine mitotische Knospung. Die erste Polzelle wird in der Regel (Meerschweinchen, Fledermaus, Maus, Ratte, Katze) noch im Follikel, die zweite erst nach der Ovulation in dem Eileiter und nach dem Eindringen des Spermiums ins Ei gebildet. Beide Polzellen können auch im Eileiter abgeschnürt werden. Das eingedrungene Spermium bildet den Reiz zur Bildung der zweiten Polzelle und damit zur Vollreife der Eizelle.

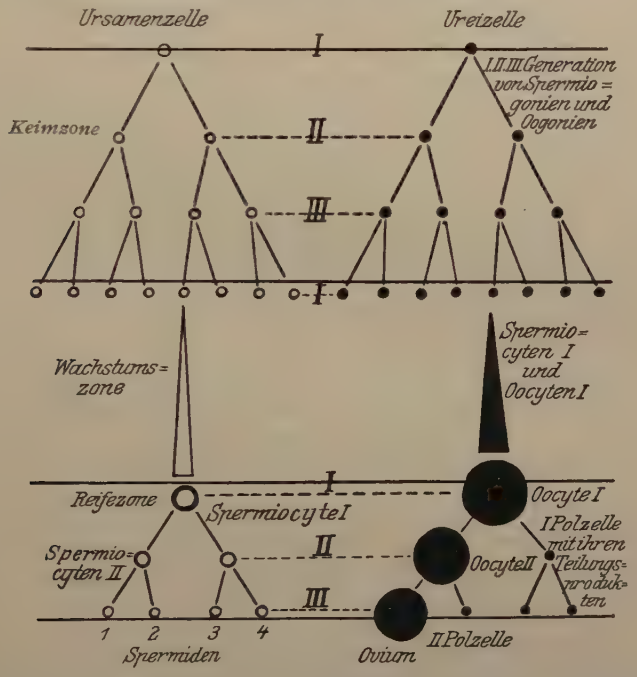



Fig. 17. Schema der Entwicklung der Urgeschlechtszellen zu Samenzellen oder Spermien und Reifeiern oder Ovien, nach Boveri. Linie I: Ursamenzelle links, Ureizelle rechts. Linie II und III: In der Keimzone Spermiogonien und Oogonien, die obere kleine Zelle in der Wachstumszone wird zu einem Spermiocyt I. Ordnung und einer Oocyte I. Ordnung. Durch Teilung dieser Zellen (I in der Reifezone) wurden links zwei Spermiocyten II., rechts je eine Oocyte II. Ordnung und die erste Polzelle geliefert. Die folgende Teilung (bei II in der Reifezone) liefert vier Spermiden links (1, 2, 3, 4) und ein Reifei = Ovium nebst der zweiten Polzelle rechts. Teilt sich die erste Polzelle nochmals, dann hat man rechts wie links vier Abkömmlinge von I (Reifezone), die links alle gleichwertig (Spermiden), rechts aber ungleichwertig (ein Reifei oder Ovium und drei abortive Eier oder die Polzellen) sind.

Die weitverbreitete Abschnürung der Polocyten oder „Richtungskörperchen“ im Tier- und Pflanzenreiche deutet auf die fundamentale Bedeutung des Vorganges hin. Durch die Reifeteilung der Spermatocyten I. Ordnung und durch die Reifeteilung der Oocyte I. Ordnung unter Abschnürung der Polzellen wird dem Eikern ebenso wie dem Spermiumkerne schließlich nur die halbe Zahl der Chromosomen eines Normalkernes zugeteilt.

Die Teilung, welche bei der Reife der Geschlechtszellen diese Halbierung herbeiführt, wird deshalb als Reduktionsteilung im Gegensatze zur Äquationsteilung (wenn die Chromosomen zuerst längs gespalten und dann in der für die Körperzellen typischen Zahl auf die Teilstücke verteilt werden), bezeichnet.

## 4. Die Befruchtung.

Unter Befruchtung versteht man die Vereinigung eines Spermiums mit einem Ovium zum Spermovium oder zu der Embryonalzelle unter gleichzeitiger Verschmelzung des Spermium- und Oviumkernes zum Embryonalkern.

Für diesen zur Erhaltung der Art so wichtigen Vorgang stehen überreiche Mittel an Ovien und Spermien bereit. Bei der Befruchtung eines einzigen Reifeies werden viele Millionen Spermien vergeudet — denn nur ein einziges ist zur Befruchtung nötig!

Die Folge der Befruchtung ist eine doppelte:

Erstens wird durch sie das Reifei, das sein Oocentrum und damit die Fähigkeit zu weiterer Teilung verloren hat, durch Import des Spermiocentrums zur Teilung und damit zur Entwicklung angeregt.

Die Befruchtung ist Entwicklungserregung (Befruchtungstheorie).

Zweitens führt die Befruchtung durch Verschmelzung zweier bis dahin getrennter Geschlechtszellen und ihrer Kerne, des väterlichen Spermiums und des mütterlichen Oviums, zur Bildung einer kombinierten Zelle, der Embryonalzelle oder des Spermoviums. Dieses vereinigt die Eigenschaften beider Eltern und ihrer Vorfahren in sich und überträgt sie auf die Zellen des Embryos, die es durch wiederholte Teilung liefert.

Die Befruchtung ermöglicht die Vererbung mütterlicher und väterlicher Eigenschaften auf die Nachkommen (Vererbungstheorie).

Bei Tieren, welche Eier und Samen im Wasser absetzen, ist die Befruchtung eine äußere, d. h. Spermien und Ovien vereinigen sich außerhalb des mütterlichen Organismus. Die Spermien dringen dann durch die gequollenen Gallerthüllen (Amphibien) oder durch eine präformierte Öffnung im Oolemma, durch die Mikropyle (Fischei) ein.

Bei den Tieren dagegen, bei welchen die Spermien durch Begattung in die inneren weiblichen Geschlechtsorgane gebracht werden und dort in die Eizellen eindringen, spricht man von innerer Befruchtung.

Die entleerten Ovien von Wassertieren kann man durch willkürlichen Zusatz von Sperma künstlich befruchten. Auch künstliche innere Befruchtung ist durch Injektion von Sperma in die Genitalien läufiger Hündinnen mit Erfolg versucht worden. Die künstliche Befruchtung rossiger Stuten mit dem Sperma edler Hengste wird in Gestüten vielfach vorgenommen.

Begattung und Befruchtung fallen niemals zeitlich zusammen, sondern können durch Minuten, Stunden, Tage oder (wie bei den winterschlafenden Fledermäusen) durch Monate voneinander getrennt sein.

Der Ort der Befruchtung ist abhängig von dem Zusammentreffen reifer lebendiger Spermien mit reifen, noch lebendigen Eizellen, das in der Regel im ovarialen Drittel des Eileiters oder in der Eileiterampulle stattfindet. Die Befruchtung vollzieht sich somit in beiden Fällen vor Bildung der tertiären Eihüllen. Die Spermien können aber auch durch ihre Eigenbewegung bis in die den Eierstock umhüllenden Bauchfelltaschen mancher Tiere (Fleischfresser, Schweine, Nager u. a.) gelangen. Hier hat man sie, z. B. bei der Hündin, wiederholt gefunden.

Ausnahmsweise kann das nach Eröffnung des Follikels in diesem hängen gebliebene Ei im Ovarium selbst von einem durch die Rißstelle in der Follikelwand eindringenden Spermium befruchtet werden und sich bis zu einem gewissen Grade entwickeln (Eierstockträchtigkeit, Graviditas ovarica). Das Eindringen von Spermien durch die intakte Wand des Eifollikels und die Befruchtung innerhalb eines ungeplatzten Follikels ist ausgeschlossen.

Bleibt das Spermovium an den Fransen der Eileiterampulle hängen und entwickelt sich da oder an einer anderen Stelle im Eileiter weiter, so spricht man von Graviditas ampullaris oder tubaria.

Bei manchen Säugetieren (Kaninchen, Feldhasen, Wiederkäuern, Schweinen, Fleischfressern, selten bei der Stute) findet man mitunter von ihren Fruchthüllen umgebene, mit dem Netze, dem Peritonaeum oder dem Darmtractus verwachsene, wechselnd weit entwickelte Embryonen in der Bauchhöhle. Man hat dann von einer Bauchhöhlenschwangerschaft oder Graviditas abdominalis gesprochen. Man stellte sich vor, daß das Reifei nicht in den Eileiter gelangt, sondern sich befruchtet in der Bauchhöhle festgesetzt und da weiter entwickelt habe. Neuere Befunde, die ich bestätigen kann, zeigen aber, daß solche Embryonen durch Einreißen aus den starkverdünnten Tuben oder aus dem Uterus in die Bauchhöhle geraten, auf deren Organe sie gleichsam transplantiert sind. Nachträglich können sich die Hüllen solcher Früchte von dem Verwachsungsstiele lösen, liegen dann frei in der Bauchhöhle, und ihre Oberfläche sieht dann glatt, wie poliert, aus (Fruchtblasen von Wiederkäuern). In einzelnen Fällen (Kaninchen) war eine die ursprüngliche Rißstelle markierende Narbe am Uterus tatsächlich nachweisbar. Bei der Häsin scheinen aber auch Abschnürungen ganzer Uteruskammern vorzukommen, denn die Früchte liegen da in muskulösen Kapseln. Hiernach handelt es sich in solchen Fällen nicht um eine durch Ansiedlung und Entwicklung eines in die Bauchhöhle verirrten befruchteten Eies entstandene primäre Bauchschwangerschaft, sondern um eine durch Ruptur der Tube und des Uterus oder Abschnürung von Fruchtkammern zustande gekommene sekundäre Verlagerung der Frucht. Daß dabei eine wesentliche Weiterentwicklung der Frucht stattfinden kann, ist nicht wahrscheinlich.

Bezüglich der Graviditas abdominalis des menschlichen Weibes verweise ich auf die Lehrbücher der Geburtshilfe.

Die

feineren Vorgänge bei der Befruchtung

sind an den kleinen, leichter zu beschaffenden und durchsichtigen Eizellen wirbelloser Tiere bei künstlicher Befruchtung klarer zu erkennen

als bei den meist durch große Dottermassen undurchsichtigen Eiern der Wirbeltiere.

Immerhin besitzen wir auch mehr oder weniger vollständige Untersuchungen über die Befruchtungsvorgänge bei fast allen Wirbeltierklassen mit Ausnahme des Menschen. Von Säugetieren ist vor allem die Befruchtung der Maus und der Ratte in ausgezeichneter Weise, daneben auch die der Katze, der Fledermaus und des Meerschweinchens einigermaßen untersucht. Das Ergebnis all dieser Arbeiten ist, daß trotz

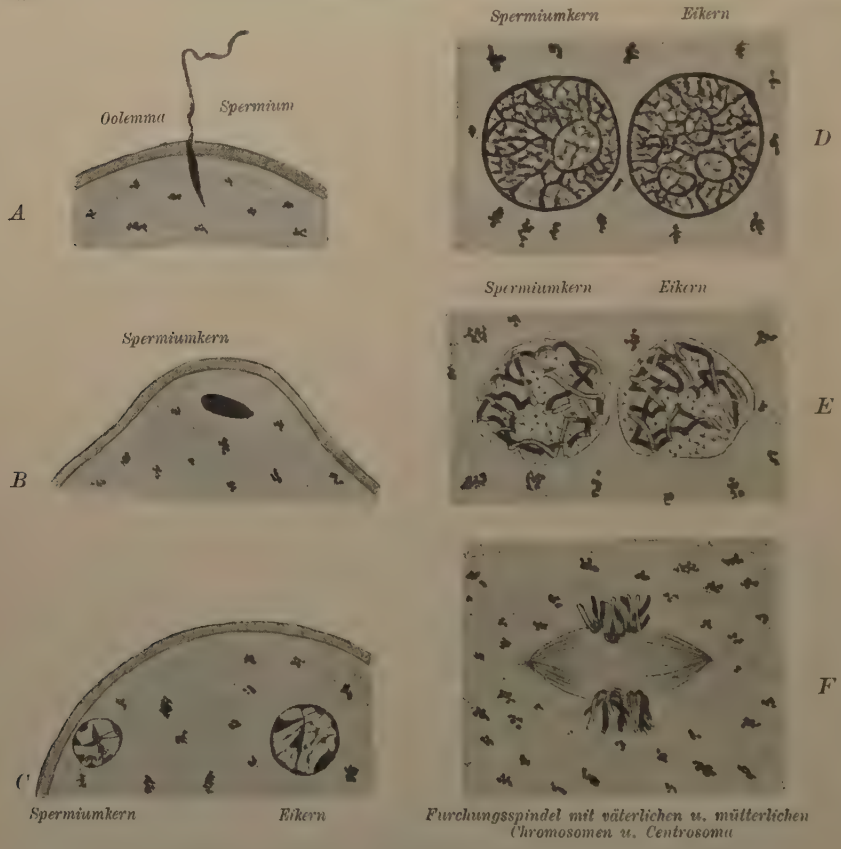



Fig. 18. Befruchtungsstadien des Mäuseeies, nach Sobotta. Vergr. 1200 : 1.

mancher Abweichungen im einzelnen der Befruchtungsakt nicht nur bei den Wirbeltieren, sondern auch in der ganzen Tierwelt sich nach einem und demselben Prinzip vollzieht.

Das gequollene und bei den Säugetieren noch von dem degenerierenden Eiepithel umschlossene oder nach dessen Abstreifung nackte Oolemma wird von einem oder von mehreren Spermien durchbohrt. Mitunter sieht man auch Spermien im hypolemmalen Raum (der jedoch bei der Maus nicht gebildet wird) sich bewegen. Der hypolemmale Raum ist an in das Wasser abgelegten Reifeiern mit Wasser oder mit Eisaft erfüllt.

Aber nur ein Spermium, das Hauptspermium, dringt (bei telolecithalen Eiern am Keimpol) in radiärer Richtung in das Ooplasma ein (Fig. 18 *A*). Dabei kann dem Spermium ein konischer Fortsatz des Ooplasmas, der „Empfängnishügel", entgegen kommen.

Wie sich bei der Befruchtung die Eimembran, soweit eine solche schon vor der Befruchtung besteht, verhält, ist nicht genügend bekannt.

Der Kopf des eingedrungenen Spermiums dreht sich dann im Ooplasma und stellt sich, während er zu einem stark färbbaren, länglichen Körper sich umbildet, mehr oder weniger senkrecht zum Eiradius (Fig. 18 *B*). Er liegt nun in einem kleinen Buckel der Eioberfläche, umgeben von einem hellen Plasmahof, und macht meist eine weitere Drehung derart, daß er seine Spitze der Eiperipherie zukehrt. Nun tritt zentral vom Spermiumkopf eine Sphäre mit Strahlung

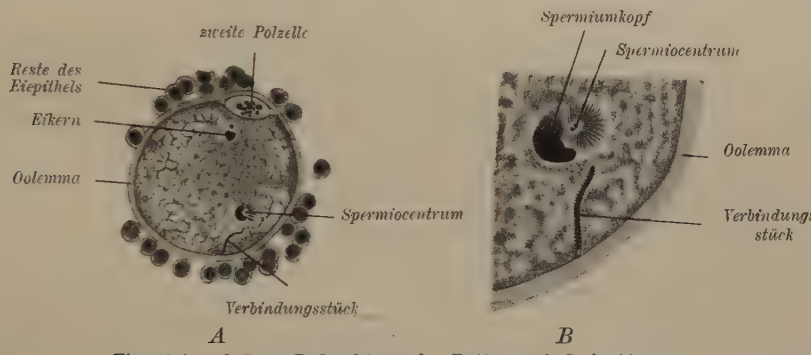



Fig. 19 *A* und *B*. *A* Befruchtung der Ratte, nach Sobotta. Reifei aus dem Eileiter nach Abschnürung der zweiten Polzelle mit eingedrungenem Spermium. Unter der Polzelle die Chromatinklumpen des Eikernes; neben dem in Verkürzung sichtbaren Spermiumkopf das Spermiocentrum und das Verbindungsstück des Spermiums. Starke Vergrößerung. *B* Unterer Abschnitt von *A* bei sehr starker Vergrößerung; am Verbindungsstück deutlicher Spiralfaden.

und Centrosoma auf, das man vom Spermiozentrum ableiten muß.

Während dieser Vorgänge wird die zweite Polocyte abgeschnürt.

Der Spermiumkopf wandelt sich zu einem Kern mit großem nucleolusartigen Körper mit Membran und Kernnetz, dem Spermium- oder Samenkern, um (Fig. 18 *C* u. *D*). Er ist zunächst kleiner als der Eikern. In der Nähe des Spermiumkernes liegt das Spermiocentrum, das Verbindungsstück sowie der sich auflösende Schwanzfaden.

Inzwischen ist der Eikern, wie schon erwähnt, aus dem Reste des Keimbläschens nach Abschnürung der Polocyten entstanden.

Ich gebrauche die Bezeichnung Samen- und Eikern und nicht die noch vielfach übliche „männlicher" und „weiblicher Vorkern", da diese Bezeichnung zu der irrtümlichen Meinung führen kann, daß in den „Geschlechtskernen", wie man beide auch summarisch nennt, männliche oder weibliche Eigenschaften enthalten seien und auf den Embryo übertragen würden. Hiernach wäre ja auch der durch deren Vereinigung gebildete Embryonalkern (siehe unten), sofern er männliche und weibliche Geschlechtsqualitäten enthalten müßte, hermaphroditisch

oder zwitterhaft. Beide Kerne stammen zwar von geschlechtlich verschiedenen Individuen, vom Vater und von der Mutter, sie haben aber mit dem Geschlechte des Embryos nichts zu tun, sondern übertragen auf diesen nur väterliche und mütterliche Eigenschaften. Die das Geschlecht des Embryos bedingenden Faktoren werden nicht durch die Befruchtung bestimmt (Beweis: die parthenogenetisch [παρθένος = Jungfrau, γενεά = Zeugung] sich entwickelnden Eier und die Zwitterbildungen) und sind zurzeit noch keineswegs in befriedigender Weise erkannt.

Parthenogenetisch sich entwickelnde Eizellen von Wirbellosen bilden in der Regel nur eine Polzelle durch Äquationsteilung. Die zweite, die Reduktionsteilung, fällt als überflüssig aus, da keine Chromosomensummierung durch Befruchtung eintritt.

Sehr bald verwischen sich die ursprünglichen Größenunterschiede zwischen dem kleineren Samen- und dem größeren Eikern, und beide sind dann gleichgroß. Beide Kerne verharren nun einige Zeit in Ruhe (Maus), nähern sich aber einander fast bis zur Verschmelzung und liegen nun im Zentrum des Spermoviums (oder bei telolecithalen Eiern im Zentrum des Keims). Aus dem Kernnetze bildet sich in jedem Kerne ein Chromatinfaden, während die Kernmembran achromatisch wird (Fig. 18 *E*). Der Faden zerfällt dann nach völligem Schwund der Kernmembran in einzelne Chromatinschleifen.

Zwischen den beiden Schleifenmassen sieht man nun sehr deutlich eine Sphäre mit Centrosom. Dies teilt sich, und zwischen den Centrosomen bildet sich eine kleine Spindel, die immer größer wird, die Furchungs- oder Embryonalspindel, welche die Furchung oder Teilung des Spermoviums einleitet und damit die Bildung der Embryonalzellen veranlaßt. An ihre Fäden legen sich von beiden Seiten die aus dem Spermium- und Eikerne in je gleicher Zahl entstandenen Chromosomen an und sind da noch einige Zeit durch ihre getrennte Lage zu beiden Seiten der Spindel bis zu ihrer völligen Mischung zu unterscheiden (Fig. 18 *F*).

Statt dieser Mischung der Chromatinschleifen kann auch eine Verschmelzung des Ei- und Samenkernes zum ruhenden Embryonalkerne eintreten, d. h. die Chromosomen beider Kerne vereinigen sich zum Netze eines ruhenden Kernes und sondern sich bei der Bildung der Furchungsspindel erst nachträglich wieder in eine gleiche Anzahl väterliche und mütterliche Chromatinschleifen. Im Grunde besteht zwischen beiden Vorgängen kein Gegensatz. Es handelt sich nur um einen früheren oder späteren Zerfall des Samen- und Eikernes in Chromosomen und deren frühere oder spätere Mischung.

Die eigentliche Bedeutung der Befruchtung besteht in der materiellen Vereinigung väterlicher und mütterlicher Geschlechtszellen,

Mit der Bildung des Embryonalkernes oder der Mischung väterlicher und mütterlicher Chromosomen ist die Befruchtung beendet.

Die Dauer des Befruchtungsaktes ist eine sehr wechselnde. Bei den Seeigeln dauert sie etwa 20 Minuten, bei der Forelle und dem Hechte je nach der Temperatur des Wassers 5—10 Minuten. Bei Säugetieren ist eine Bestimmung der Zeitdauer

des Befruchtungsvorganges nicht mit Sicherheit zu geben. Bei der Maus, deren Befruchtung von den Säugetieren am besten studiert ist, dringen die Spermien, je nachdem die Eier bei der Begattung schon aus den Follikeln ausgetreten waren oder noch nicht, 6—10 Stunden nach der Begattung in die Eier ein. Ei- und Samenkern bestehen mindestens 12 Stunden. Die erste Teilung leitet sich etwa 26 Stunden nach der Begattung ein. Der ganze Befruchtungsakt, vom Eindringen des Spermiums bis zur ersten Furche, dauert somit etwa 16—20 Stunden.

Neben der monospermen (*μόνος* = einzeln, einzig; *σπέρμα* = Samen) Befruchtung durch ein einziges Spermium kennt man noch das Eindringen mehrerer oder vieler Spermien in die Eier und bezeichnet diesen Vorgang als Polyspermie und unterscheidet sie in eine physiologische, eine pathologische und in eine experimentelle Polyspermie.

Physiologische Polyspermie ist bei den sehr dotterreichen Eiern der Fische, geschwänzten Amphibien, Reptilien und Vögeln beobachtet worden. Die Nebenspermien, wie man die außer dem einzigen befruchtenden Hauptspermium eindringenden Spermien nennt, können in wechselnden, zum Teil sehr großen Mengen, in den Keim oder auch in den Dotter eindringen. Sie bilden Spermienkerne mit Strahlen und Spindeln, sind also vermehrungsfähig. Vielfach gehen sie aber auch ohne Spindelbildung zugrunde. Die in dem Keim entstandenen Nebenspermiumkerne werden durch die Sphäre des Hauptspermiums in den Dotter verdrängt und mischen sich mit den dort vorhandenen Kernen der Nebenspermien. Um diese können sich große Plasmaklumpen (sogenannte Megasphären, *μέγας* = groß, *σφαῖρα* = Kugel) bilden. Das weitere Schicksal der Nebenspermienkerne ist noch unklar. Schließlich sollen sie nach den einen sämtlich zugrunde gehen, nach anderen aber mit ihren Umhüllungen in den sich entwickelnden Keim aufgenommen werden.

Beim Frosche hat man experimentelle Polyspermie durch künstliche Befruchtung mit sehr konzentriertem Sperma hervorgerufen. Die Entwicklungsfähigkeit der Keime ist dann eine sehr verschiedene und die meisten sterben auf verschiedenen Entwicklungsstadien ab, wenige entwickeln sich bis zum Kaulquappenstadium. Der Eikern vereinigt sich nur mit dem ihm zunächst liegenden Spermiumkern zum Embryonalkern. Er teilt sich gleichzeitig mit den Kernen der übrigen Spermien. Alle Kerne und die zu ihnen gehörigen Zellen nehmen am Aufbau des Keimes teil. Im polyspermen Keim ziehen sich alle Kerne untereinander an, die Centrosomen und Strahlungen stossen sich dagegen gegenseitig ab. Das erklärt die Beobachtungen bei experimenteller Polyspermie bei Fischen, Reptilien und Seeigeln und stützt die Anschauung, daß die Ursachen für Kopulation des Samen- und Eikernes bei der normalen Befruchtung nicht im Cytoplasma, sondern in den Kernen selbst gelegen sind. Nur bei monospermer Befruchtung kann sich der Keim vollständig entwickeln. Sie gibt nicht nur den Anstoß zur Teilung, sondern unterhält sie auch in harmonischem Verlaufe, ohne sie durch die Teilungen von Nebenspermienkernen unharmonisch zu beeinflussen, wodurch die Entwicklung früher oder später gestört wird.

Auch an narkotisierten Seeigeleiern hat man durch Zusatz von Chloral, Chloroform usw. zum Meerwasser, in dem die künstliche Befruchtung vorgenommen wurde, künstliche Polyspermie hervorgerufen. Manche Eier bilden in dem Augenblick, wo der Kopf der Hauptspermie das Ooplasma berührt, eine „Befruchtungshaut", welche das Eindringen weiterer Spermien verhindert. Andere Eier besitzen auch ohne eine solche Befruchtungshaut abweisende Kräfte gegen weitere eindringende Spermien. Überreife oder durch Narkose bedingte Lähmung des Oo-

plasmas schalten diese Schutzbildungen aus, und es kommt zur Polyspermie. Pathologische Polyspermie findet man an überreifen Eiern, bei denen die Befruchtung zu spät nach der Reife eintritt.

Unbefruchtete Wirbeltiereier gehen, ohne die zweite Polzelle abzuschnüren, in der Tube zugrunde. Eine Befruchtung im Uterus ist ausgeschlossen.

Nach Klarlegung der bei der Eireife und Befruchtung sich abspielenden sehr komplizierten und gesetzmäßigen Vorgänge kann deren Bedeutung nach dem gegenwärtigen Stande der Wissenschaft besprochen werden. Die sinnfälligen Vorgänge bei der Eireife und Befruchtung spielen sich vor allem in den Kernen der Keimzellen und vor allem an deren Chromosomen ab.

Die bei der mitotischen Kernteilung somatischer Zellen auftretende Chromosomenzahl wurde für jede daraufhin untersuchte Tierart als eine bestimmte erkannt (so z. B. beim Feuersalamander, bei der Maus und dem Menschen 24). Da nun die Chromosomenzahl bei der Reife des Eies und der Spermien, wie wir sahen, auf die Hälfte (also 12 im Ei- und 12 im Spermienkern reduziert wird, so muß auch der Embryonalkern oder, wenn kein solcher, sondern sofort eine Embryonalspindel gebildet wird, diese genau die gleiche Zahl von Chromosomen wie die Kerne der somatischen Zellen enthalten, nämlich $12 + 12 = 24$.

Durch die Reduktionsteilungen der Eizellen und Spermien wird eine Summierung der Chromosomen bei der Befruchtung auf das Doppelte der Normalzahl verhindert. Durch die bei der Befruchtung eintretende Verschmelzung der Kerne zum Embryonalkern wird in diesem die Normalzahl der Chromatinschleifen wieder hergestellt. Durch eine gleiche Anzahl väterlicher und mütterlicher Chromosomen wird die Möglichkeit der kombinierten Vererbung väterlicher und mütterlicher Eigenschaften auf den Keim gesichert (Amphimixis, ἀμφί = von beiden Seiten, μίξις = Mischung).

Besonderes Gewicht ist weiter darauf zu legen, daß bei allen Tieren der einzige materielle Zusammenhang zwischen Eltern und Nachkommen ganz allein durch die sich vereinigenden Geschlechtszellen gegeben ist, und daß die Nachkommen stets beiden Erzeugern oder deren Vorfahren mehr oder weniger gleichen.

Die Übertragung elterlicher Eigenschaften auf die Nachkommen durch Vererbung kann nur durch die Geschlechtszellen stattfinden. Daß das richtig ist, beweisen die außerhalb der Mutter sich entwickelnden Eier oviparer Tiere. Es muß also in den Geschlechtszellen selbst eine besondere, die Vererbung betätigende Substanz vorhanden sein.

Der Massenunterschied zwischen dem Ooplasma und den spärlichen Plasmaderivaten in den Spermien wird als Gegengrund gegen die Annahme betrachtet, daß die gesamte Substanz beider Geschlechtzellen die Vererbung vermittelt. Sonst müßten, so sagt man, bei der Vererbung elterlicher Eigenschaften stets der größeren Menge des Ooplasmas wegen die mütterlichen Eigenschaften vorherrschen.

Man hat ferner folgende Hypothesen aufgestellt: Das Zellplasma besteht aus zwei verschiedenen Plasmaarten. Die eine, das „Körperplasma" oder „Arbeitsplasma", besorgt die gewöhnlichen Arbeitsleistungen der Körperzellen. Die andere, der Keim, das „Keimplasmas" oder „Idioplasma" (ἴδιος = eigen, eigentümlich), ist diejenige Substanz, welche allein die Vererbung der elterlichen Eigenschaften ermöglicht. Nach einer sehr verbreiteten Auffassung werden die nach Zahl und Größe übereinstimmenden Chromosomen in beiden Geschlechtskernen als die Träger des Idioplasmas bei der Befruchtung betrachtet.

Nach dieser Hypothese ist der Kopf des Spermiums Vererbungsträger. Das Spermiocentrum im Halse wird an Stelle des während der Polzellenbildung geschwundenen Oocentrums dem Ei bei der Befruchtung implantiert und gibt diesem die Möglichkeit weiterer Teilung wieder. Der Hals ist somit der Befruchtungsträger.

Das Perforatorium dient nur mechanisch zur Durchbohrung der Eikapsel, der Schwanz als motorischer Apparat. Nach dem Eindringen scheint der Schwanz, soweit er nicht schon vorher abgeworfen wird, im Ooplasma aufgelöst zu werden.

Neuestens wurde erkannt, daß auch die im Übergangsstücke des Spermiums vorhandenen Bestandteile der Mitochondria bei der Befruchtung erhalten bleiben und von dem eingedrungenen Spermium gleichsam in das Ooplasma ausgesät werden. Inwieweit die Annahme, daß die Chondriosomen noch außer den Kernsubstanzen des Spermiums als Vererbungsträger wirken, berechtigt ist, haben weitere Untersuchungen zu ergeben.

Ob mit den gegebenen Deutungen der sinnfälligen morphologischen Vorgänge bei der Befruchtung deren Bedeutung nach jeder Seite hin erschöpft ist, bleibt so lange eine offene Frage, als wir über die weiteren Schicksale des Kernsaftes, der Protoplasmareste an den Spermien und aller übrigen Zellorgane der so kompliziert gebauten Geschlechtszellen bei der Befruchtung so wenig wissen wie zurzeit. Vollkommen dunkel sind auch noch die chemischen Vorgänge bei der Befruchtung. Jedenfalls aber steht der Kern in beständiger biologischer Wechselwirkung mit dem Plasma, das also durch Beeinflussung des Kernes auch an der Vererbung beteiligt ist.

Im allgemeinen sind nur die Eier einer „Gattung" oder einer „Art" (artgleiche

Eizellen) mit Spermien derselben Art (artgleichen Spermien) befruchtungsfähig. Die Möglichkeit einer Befruchtung etwa des Laichs einer Forelle mit den artungleichen Spermien vom Hecht oder der Eier eines Laubfrosches mit dem Samen eines Molches ist ausgeschlossen. Nur bei Wirbellosen ist die Bastardierung stammfremder Tiere unter bestimmten Bedingungen gelungen, wie die Befruchtung von Seeigeleiern mit Spermien des Seesternes oder gar mit Pfahlmuschelsamen. In beiden Fällen entwickelten die Larven nur mütterliche Eigenschaften, ein Beweis dafür, daß das Spermium in diesen Fällen lediglich die Entwicklung anzuregen, aber nicht als „Vererbungsträger" zu wirken vermochte.

Die Individuen verschiedener Wirbeltierrassen können sich immer (z. B. die verschiedenen Hunderassen), solche verschiedener Arten und Gattungen (Bachforelle und Regenbogenforelle; Hund und Wolf; Ziege und Steinbock; Pferd und Esel) gewöhnlich oder ausnahmsweise fruchtbar begatten. Die Bastarde sind aber meist unfruchtbar, da ihre Geschlechtszellen nicht reif werden.

Bei wirbellosen Tieren ist es in neuerer Zeit mehrfach gelungen, Reifeier ohne Spermien, lediglich durch chemische Reize, zur Entwicklung zu veranlassen. Ja sogar durch Anstechen mit feinsten Glasnadeln (Piquûre) zwischen Keimpol und Äquator gelang es an reifen der Mutter entnommenen Eiern vom Frosch (Rana fusca) die Entwicklung anzuregen. Diese ist also weder von einem lebendigen Agens noch von der Amphimixis abhängig, sondern besteht nur in der Reaktion der Eizelle selbst auf chemische oder mechanische Reize. Die meisten der angestochenen Keime sterben auf verschiedenen Entwicklungsstadien ab, ohne das Larvenstadium zu überschreiten. Die Chromosomenzahl der Kerne solcher künstlich ohne Befruchtung angeregten Keime bedarf noch weiterer Untersuchung. Sie wird zur Zeit bald als die dem Eikern entsprechende Hälfte der Körperchromosomen, aber auch bald als vermehrt angegeben.

Auch die Befruchtung kernloser, durch Schütteln von Seeigeleiern erhaltener Eistücke (Merogonie, μέρος = Teil, γονεία = Erzeugung) ist mit Erfolg versucht worden. Solche kernlose, befruchtete Eistücke von Seeigeln können sich bis zum Larvenstadium entwickeln. Für die Befruchtung des Eies oder eines Teilstückes desselben genügt also der Samenkern allein, ohne Eikern. Die Kerne solcher merogonisch entstandener Keime und Larven enthalten selbstverständlich nur die Hälfte der Chromosomen somatischer Zellen, und zwar nur väterliche Chromosomen. Nimmt man zur Befruchtung Spermien einer anderen Spezies, so kann man Bastardlarven erzeugen und den Beweis führen, daß das Spermium in der Tat der Träger väterlicher Eigenschaften bei der Befruchtung ist.

Sehr merkwürdig ist die Folge künstlicher Befruchtung von Froscheiern durch mit Radiumbestrahlung vorbehandelten Spermien. Die Spermien bleiben befruchtungsfähig, aber die von ihnen befruchteten Eier erkranken, entwickeln sich abnorm und gehen zugrunde. Vor der Befruchtung mit Radium bestrahlte Eizellen von Seeigeln und Fröschen zeigen erst einige Zeit nach der Befruchtung bei ihrer Entwicklung eine Schädigung ihrer animalen Gewebe (Nervensystem, Sinnesorgane, Muskeln). Die Radiumbestrahlung schädigt die Kernsubstanzen mehr als das Zellplasma.

Das Eindringen der Spermien in die Eizellen wurde zuerst von Bonnet 1779 angenommen. Barry und andere haben dann die Anwesenheit von Spermien in Ovien erwiesen; O. Hertwig hat zuerst die Verschmelzung des Samenkerns mit dem Eikern in Seeigeleiern 1875—78, M. Nussbaum und nach ihm van Beneden und Boveri in einem ebenfalls sehr günstigen Objekte, bei dem Pferdespulwurm, festgestellt.

Zweiter Teil.

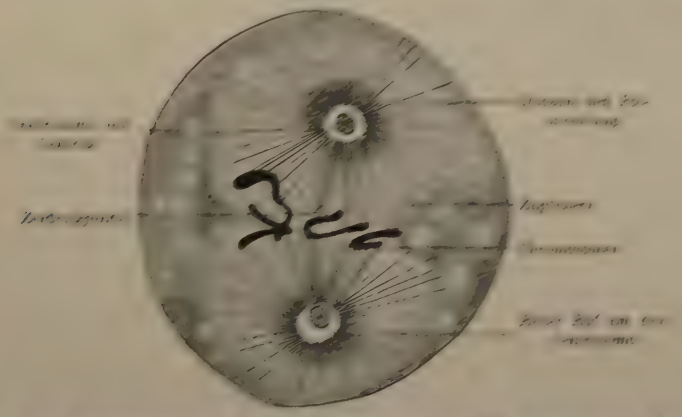
# Entwicklung.

# I. Die Furchung oder Teilung des Spermoviums.

Unter Entwicklung verstehe man die durch wiederholte Zellteilung eingeleitete und fortgesetzte Reihe von Veränderungen, durch welche das Spermovium zu einem seinen Erzeugern ähnlichen Organismus wird.

Die unmittelbare Folge der Befruchtung ist die Furchung oder besser die Teilung des Spermoviums.

Die vor der Begründung der Zellenlehre übliche Bezeichnung „Furchung" berücksichtigt ursprünglich nur die bei der Teilung des



Spermoviums auftretenden äußeren Erscheinungen in Form von radiär ausstrahlenden achromatischen Protoplasmafiguren. Viel später wurde dann erkannt, daß diese „Furchen" durch Teilungsvorgänge bestimmt werden, daß sie der Ausdruck wiederholter mitotischer Kern- und Zellteilungen sind.

Der Furchungsprozeß wurde zuerst am Froschei durch Swammerdam, dann durch Roesel von Rosenhof beobachtet. Nach Prévost und Dumas näher untersucht und 1827 durch Karl Ernst v. Baer als Segmentierung

der Eizelle gedeutet. Kölliker unterschied später eine totale und partielle Furchung, Haeckel beschrieb Übergänge zwischen beiden und stellte das heute übliche Schema auf. Das scheinbare Schwinden des Keimbläschens vor der Furchung erklärte O. Hertwig durch genaue Beobachtung der schon beschriebenen Vorgänge am Keimbläschen bei der Bildung der Polzellen.

Der Befruchtungsträger (das Spermiocentrum) löst in dem Spermovium fortgesetzte Teilungen aus, welche es zuerst in zwei, dann immer mehr Furchungszellen oder Blastomeren (βλαστός = Keim, μέρος = Teil) zerlegen. Diese liefern in ihrer Gesamtheit alle Kerne und Zellen des sich entwickelnden vielzelligen Organismus. Es stammen somit alle Zellen des Embryos vom Spermovium, alle seine Zellkerne vom Furchungs- oder Embryonalkern ab.

Wie bei jeder mitotischen Teilung, so beobachtet man auch bei der Furchung (Fig. 20):

1. eine Zentralspindel mit Centriolen, Centrosomen und Sphäre sowie die zu den Chromatinschleifen verlaufenden Zugfasern. Die lange Spindelachse fällt zusammen mit dem größten Durchmesser des Zellplasmas. In kugelförmigen Zellen kann sich die Spindelachse in alle Radien einstellen. In einer ovalen oder flächenhaft angeordneten Plasmamasse, z. B. in der Keimscheibe des Vogeleies, findet sie nur parallel zu deren größtem Durchmesser Platz.

2. Die Chromatinschleifen bilden in dem Spindeläquator einen Mutterstern, der zur Hälfte aus Chromatinschleifen des Ei-, zur anderen Hälfte aus solchen des Samenkernes besteht.

3. Mütterliche und väterliche Chromatinschleifen werden dann in gleicher Zahl gemischt auf je eine Spindelhälfte im Tochterstern verteilt und

4. nach Halbierung der Zentralspindel in deren Äquator in die Kerne der Blastomeren umgebildet. Ebenso wird in jede Blastomere die Hälfte der im Äquator geteilten Spindel, also die Hälfte des Sphärenapparates herübergenommen.

5. Mit dem Durchschneiden der äquatorialen, das Ooplasma und die Spindel halbierenden Furchen ist die Teilung beendet. Nach kurzer Ruhepause schicken sich dann die beiden ersten Blastomeren abermals zur Teilung an usw.

Es werden also die im Mutterstern der ersten Furchungsspindel oder die im Furchungs- oder Embryonalkerne gemischten mütterlichen und väterlichen Chromatinschleifen bei der ersten Teilung in gleicher Zahl auf die Kerne der beiden ersten Blastomeren verteilt.

Es ist nach Befunden an wirbellosen Tieren (Würmern), und an Wirbeltieren, wahrscheinlich, daß sich die Blastomeren sehr früh in „Stammzellen", d. h. in die Vorstufen der Gonaden und in die Vorstufen der somatischen Zellen scheiden. Nur die Stammzellen sollen den Bestand von mütterlichem und

väterlichem Chromatin behalten. Diejenigen Blastomeren, welche die Keimblätter und somatischen Gewebe liefern, sollen hingegen schon sehr früh Bröckel väterlichen und mütterlichen Chromatins aus ihrem Kerne abstoßen, die inner- oder außerhalb der Zellen zugrunde gehen. Der ganze Vorgang, der bei Wirbeltieren erst noch festzustellen ist, bedarf aber noch weiterer Untersuchung.

Die aktiven Vorgänge bei der Teilung des Spermoviums sind, wie bei jeder Zellteilung, an dessen Kern und an das Ooplasma gebunden. Aber diese Vorgänge im Ooplasma werden durch die Menge und Anordnung des aufgespeicherten Dotters beeinflußt.

Bei wenig und gleichmäßig in dem Ooplasma verteiltem Dotter ist die Teilung des Spermoviums eine totale, rasche und gleichmäßige und führt zur Bildung gleichgroßer oder nahezu gleichgroßer Blastomeren: Totale äquale oder adäquale Furchung.

Je mehr Dotter im Ooplasma aufgespeichert wird, und je ungleichmäßiger er in diesem verteilt ist, um so langsamer und ungleichmäßiger verläuft die Teilung der durch Dotter beschwerten Blastomeren. Die dotterärmeren, bei polarer Differenzierung am animalen oder Keimpol gelegenen, Blastomeren werden sich rascher teilen als die mit viel Dotter beladenen, am vegetativen Pol.

Der Keimpol wird also sehr bald aus zahlreicheren und kleineren Blastomeren bestehen als der vegetative Pol. Mit anderen Worten: die Teilung des Spermoviums ist zwar noch eine totale, aber sie ist inäqual geworden. Äqual oder inäqual, aber vollkommen sich teilende Eier heißen holoblastische Eier (ὅλος = ganz, βλαστός = Keim) und die Tiere, welche solche Eier produzieren, nennt man Holoblastier.

Bei noch weiter gehender Dotteranhäufung wird das Ooplasma schließlich als Keim oder Keimscheibe auf den animalen Pol verdrängt. Die Teilung wird dann auch nur auf diese beschränkt, eine partielle, flächenhafte oder diskoidale und zugleich ungleichmäßige oder inäquale. Solche Eier nennt man teilfurchende oder meroblastische (μέρος = Teil, βλαστός = Keim) Eier und ihre Produzenten Meroblastier.

Je lebhafter die Teilung verläuft, um so rascher nimmt selbstverständlich die Zahl der Blastomeren zu, ihre Größe aber ab.

Schema der Teilungs- oder Furchungsformen:

1. Modus: Holoblastier, totale Teilung:
   a) Äqual oder adäqual: Branchiostoma, vivipare Säuger, Mensch.
   b) Inäqual: Rundmäuler, Amphibien, Schmelzschupper.
2. Modus: Meroblastier, partielle Teilung:
   Inäqual und diskoidal: Knochenfische, Haie, Reptilien, Vögel, ovipare Säuger.

Siehe auch das Schema Fig. 10.

## Erster Modus.

### Totale und adäquale Furchung.

Am raschesten und gleichmäßigsten werden die Teilungsvorgänge an kleinen Eiern mit spärlichem, diffusem Dotter ablaufen müssen.

Wir wählen als Beispiel für die totale und adäquale Furchung das kleine etwa $^1/_{10}$ mm große Spermovium des Lanzettfischchens (Amphioxus lanceolatus oder Branchiostoma lanceolatum, *βράγχια* die Kiemen, *στῶμα* der Mund, lanceolatus mit einer kleinen Lanze versehen, lanzenförmig) dessen Furchung und dessen nahezu schematisch einfache erste Entwicklungsvorgänge das Verständnis der komplizierteren Entwicklung bei den Wirbeltieren in hohem Grade erleichtern und gleichsam eine Einführung in die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere bilden. Zwar gehen die Meinungen zurzeit noch darüber auseinander, ob der Amphioxus als „der ehrwürdige Stammvater des

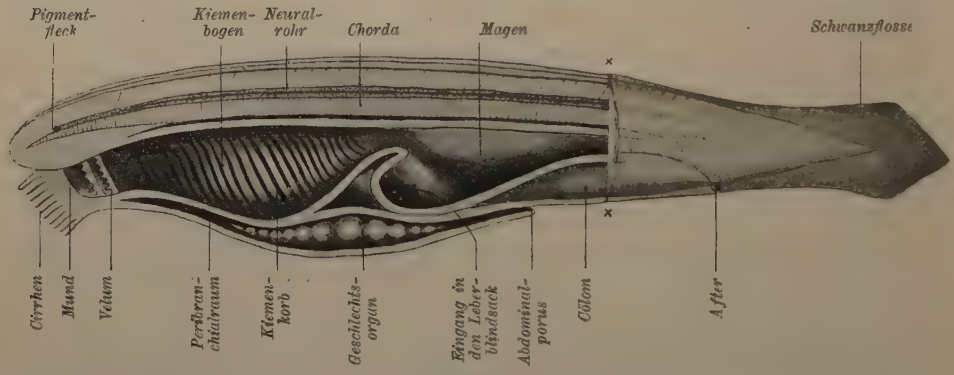



Fig. 21. Branchiostoma lanceolatum. Die linke Seite ist bis ×—× abgetragen und dadurch der Darm und der Peribranchialraum eröffnet. Vergr. etwa 2 : 1.

Menschengeschlechtes", als ein Vorläufer der Wirbeltiere, oder als „der entartete und verlorene Sohn des Wirbeltierstammes", also als eine rückgebildete Wirbeltierform, zu deuten ist. Didaktisch aber hat seine Entwicklung wegen ihrer schematischen Klarheit, mag nun die eine oder die andere Anschauung sich in der Folge als richtig erweisen, so großen Wert, „daß man ihn hätte erfinden müssen, wenn er nicht schon da wäre". Übrigens wird er von den meisten als überlebender Repräsentant einer sehr ursprünglichen Gruppe, welche die Wurzel des Wirbeltierstammes bildet, betrachtet.

Das wegen seiner Form als Lanzettfischchen bezeichnete 6—7 cm lange Branchiostoma lanceolatum (Fig. 21) bewohnt den Uferschlamm wärmerer Meere. Sein seitlich abgeplatteter Körper ist vorn schräg ventralwärts abgestutzt, hinten spitz und trägt auf dem Rücken und dem hinteren Teil der Ventralseite einen schmalen, sich im Gebiete des Schwanzendes etwas verbreiternden Flossensaum. Der Körper wird in seiner ganzen Länge durch den Achsenstab oder die Chorda dorsalis gestützt. Dorsal von ihm liegt das Zentralnervensystem in Gestalt eines

langen Rohres mit enger Lichtung ohne jede Spur einer Hirnanschwellung. Auch ein eigentlicher Kopf fehlt.

Die Epidermis besteht aus einschichtigen zylindrischen Flimmerzellen und sezerniert Schleim. Die aus parallel verlaufenden Muskelfaserbündeln (Myomeren $\mu\tilde{\upsilon}\varsigma$ Genitiv, $\mu\upsilon\acute{\iota}\varsigma$ = Muskel, $\mu\acute{\varepsilon}\rho\circ\varsigma$ = Teil) zusammengesetzte Muskulatur, inseriert an Bindegewebsblättern, die von der Chordascheide entspringen (Myosepten), und dorsal wie ventral schräg nach hinten verlaufend, den dorsalen und ventralen Seitenrumpfmuskel bis zur Haut durchsetzen. (Siehe das Hinterende der Fig. 21.) Hierdurch entsteht eine auffallende Ähnlichkeit mit der Muskulatur der Fische.

Die von den Cirrhen umgebene Mundöffnung führt in den ventral von der Chorda gelegenen weiten und langen Schlundsack und durch die enge Speiseröhre in den Magen. Ein von ihm aus nach vorn und rechts gelegener Blindsack bildet die durch die Wand des Kiemenkorbes schimmernde Leber. Der kurze und gerade aus dem Magen hervorgehende Darm mündet vor dem Schwanze auf der linken Körperseite mit dem After. Am Eingang in den Schlund befinden sich zwei Hautfalten, die Schlundsegel oder Vela und einige zapfenartig vorspringende Wülste. Eine Wimperrinne führt an der Ventralseite des Schlundes bis zum Darmeingang.

Die seitlichen Schlundwände sind von zahlreichen, dicht gestellten schrägen Kiemenspalten durchbrochen, zwischen denen feine Stäbe als Stütze der nach innen vorspringenden blattförmigen Epithelfalten dienen. Die Kiemenspalten sind äußerlich durch eine die Seiten- und Bauchteile des Körpers vorn umschließende Hautfalte umhüllt, welche in einiger Entfernung vom After auf der Ventralseite eine Öffnung, den Abdominalporus erkennen läßt. Zwischen der Innenfläche dieses Sackes und den Kiemenspalten liegt die Peribranchialhöhle, in welche das durch den Mund eingezogene Atemwasser durch die Kiemenspalten gelangt, um dann durch den Abdominalporus abzufließen.

Ein Herz fehlt. Das kontraktile Blutgefäßsystem besteht aus einem ventral am Schlunde nach vorn verlaufenden Gefäß, welches zwischen je zwei Kiemenspalten Bögen abgibt, die sich in der unter der Chorda verlaufenden Aorta vereinigen (Kiemengefäße). Das durch die Aorta im Körper verteilte farblose und sehr zellenarme Blut kehrt dann wieder zu dem ventralen Gefäßstamm, der Subintestinalvene zurück; das aus der Umgebung des Darmes kommende Blut umspült den Leberblindsack und fließt dann erst in die Subintestinalvene. Auch Exkretionsorgane sind in neuester Zeit beschrieben worden.

Die den Darm enthaltende Leibeshöhle erstreckt sich, auch in den Seitenteilen des Körpers in der Wand des Kiemensackes nach vorn. Dieser Teil der Leibeshöhle enthält die Geschlechtsorgane in Gestalt rundlicher Zellenklumpen, die sich zu Eiern oder Spermien umbilden.

Die Geschlechter sind getrennt.

Sinnesorgane sind nur als Geruchsgrübchen und Pigmentfleck (Augenrudiment) angedeutet.

In Fig. 22 sind verschiedene Furchungsstadien abgebildet.

Das in der Figur nicht abgebildete Oolemma wird bei der Eiablage von dem Ooplasma abgehoben. In den hypolemmalen Raum dringt Seewasser ein.

Die auf einer etwas abgeplatteten Stelle gelegene Polzelle markiert den Keimpol. An diesem schneidet die erste oder die Primärfurche ein und liefert zwei annähernd kugelförmige Blastomeren, welche sich jedoch noch vor dem Auftreten der zweiten Furche mit abgeplatteten Flächen aneinanderlegen.

Die zweite ebenfalls meridionale Furche kreuzt die erste. Sie heißt deshalb Kreuzfurche, halbiert die beiden ersten Blastomeren und liefert damit vier Blastomeren.

Die dritte oder Äquatorialfurche ist, genau genommen, etwas nach dem Keimpol zu verschoben. Sie teilt demnach die vier Blastomeren in vier kleinere obere oder animale und vier untere größere oder vegetative Blastomeren. Die Teilung ist also keine äquale, sondern eine adäquale.

Zwischen den kugelförmigen Blastomeren bleibt am animalen und vegetativen Pol ein Loch, das in eine zentrale Höhle führt.

Weitere zur Äquatorialfurche parallel verlaufende und den Keim der Breite nach teilende Latitudinalfurchen und senkrecht auf

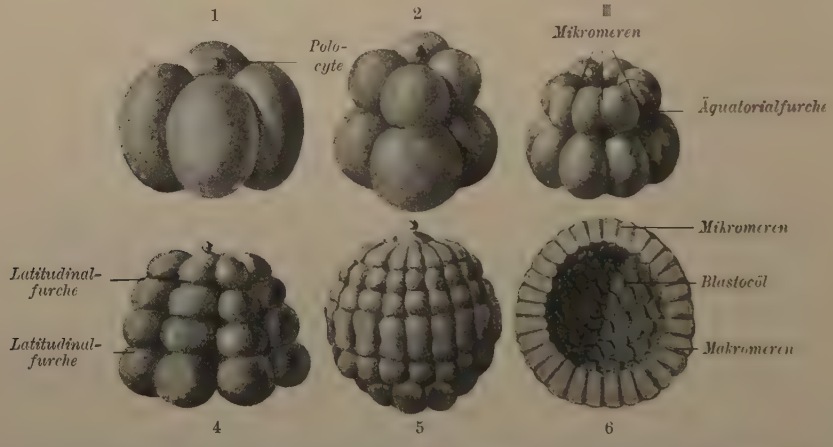



Fig. 22. 1–5 Furchung des Branchiostoma lanceolatum, nach Hatschek, in Seitenansicht. 6 im Medianschnitt, nach den Modellen von F. Ziegler. Vergr. etwa 150:1.

diese einschneidende Meridionalfurchen führen zur Bildung eines Zellenhaufens, dessen animale Hälfte sich aus kleineren animalen und dessen vegetative Hälfte sich aus größeren und etwas dotterreicheren vegetativen Blastomeren, Makromeren (μακρός = groß) oder Dotterzellen zusammensetzt.

Die animalen Blastomeren werden auch als Mikromeren (μίκρος = klein) bezeichnet.

Der Keim gleicht in diesem Entwicklungsstadium etwa einer Maulbeere. Man spricht deshalb auch von einem Morulastadium oder von einer Morula.

Die Öffnungen an beiden Polen schwinden durch engeres Aneinanderschließen der Blastomeren zuerst am animalen, später am vegetativen Pole.

Durch die zwischen den Blastomeren gelegenen Spalten ist Seewasser in die schon im Vierzellenstadium vorhandene zentrale, an-

fänglich kleine, allmählich an Größe zunehmende Furchungs- oder Keimhöhle oder in das Blastocöl (*βλαστός* = Keim, *κοίλωμα* = die Höhle) eingedrungen.

Parallel der Vergrößerung des Blastocöls flachen sich die durch fortgesetzte Teilungen an Zahl zu-, an Größe aber abnehmenden Blastomeren durch gegenseitigen Druck ab und begrenzen sich nach außen und innen durch ebene Flächen.

Die Morula wird dadurch zu einer Blase, der Keimblase oder Blastula umgewandelt. Ihre Wand besteht nicht mehr aus kugeligen Blastomeren, sondern aus Epithel und dessen Intercellularsubstanz.

Gewöhnlich ist die Blastula in etwa fünf Stunden nach der Befruchtung gebildet.

### Totale inäquale Furchung.

Als Beispiel für diesen Furchungstypus, bei welchem der Größenunterschied zwischen Mikro- und Makromeren noch viel auffälliger wird, kann das leicht zu beschaffende Spermovium der Frösche und Kröten dienen.

Wir erinnern uns, daß in den Spermovien dieser Tiere der Embryonalkern in dem dotterarmen Ooplasma des animalen Poles liegt, und daß das Ooplasma in der Richtung gegen den Dotterpol bei gleichzeitiger Dotterzunahme an Masse abnimmt.

Die ersten Furchen treten wieder am animalen, den Embryonalkern enthaltenden Pole auf. Soweit sie meridional an dem deutlich polar differenzierten Spermovium verlaufen, können sie sich in vollkommen gleichmäßiger Weise parallel den Teilungsvorgängen in den Kernen gegen den Dotterpol zu ausbreiten. Nur schneidet die Primär- und Kreuzfurche in dem sehr dotterreichen Ooplasma gegen den Dotterpol zu langsamer durch als beim Branchiostoma.

Die Primärfurche liefert zwei gleich große Blastomeren. Die erste beim Branchiostoma lotrechte Teilungsebene fällt aber bei dem Frosche nicht mit der Eiachse zusammen, sondern bildet mit derselben einen Winkel von 45°.

Noch ehe die Primärfurche den Dotterpol vollkommen halbiert hat, tritt senkrecht zu ihr die Kreuzfurche auf und schneidet ebenfalls vom aminalen Pol zum vegetativen durch. Durch diese beiden Meridionalfurchen ist der Keim in vier Quadranten, ähnlich den Schnitzen eines in derselben Weise geteilten Apfels zerlegt (Fig. 23, 2).

Die dritte Furche, die Äquatorialfurche, tritt so viel näher dem animalen Pole als bei Amphioxus auf, daß man sie nicht als Äquatorialfurche, sondern als erste Latitudinalfurche bezeichnen muß, und liefert wieder acht Blastomeren, vier kleinere animale Mikromeren und vier größere vegetative Makromeren (Fig. 23, 3).

Die vierte und fünfte Teilung vollzieht sich wieder durch Meridionalfurchen, welche die Winkel der schon gebildeten Blastomeren halbieren (Fig. 23, 4).

Dann folgen die zweite und dritte Latitudinalfurche. Sie trennen die durch die erste Latitudinalfurche geschiedene obere und untere Blastomerenschicht wieder in je zwei Schichten. Nun liegt eine Doppelschicht von Mikro- und eine ebensolche von Makromeren oder Dotterzellen vor (Fig. 23, 5).

Mit der Bezeichnung Dotterzellen soll nicht gesagt sein, daß nur die Makromeren Dotter enthalten, sondern daß sie mehr Dotterelemente enthalten als die Mikromeren.

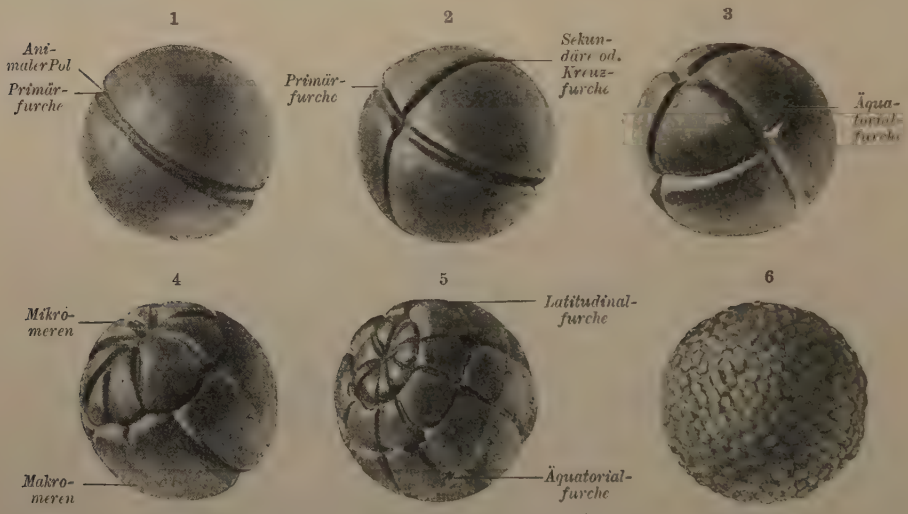



Fig. 23. Furchung von Rana fusca, nach den Modellen von F. Ziegler. 1 = Zweizellenstadium, 2 = Vierzellenstadium, 3 = Achtzellenstadium, 6 = Blastula. Vergr. etwa 15:1.

Durch weitere abwechselnd auftretende und durchschneidende Meridional- und Latitudinalfurchen entsteht allmählich die Morula. Ihre obere Hälfte setzt sich aus Mikromeren, die untere aus Dotterzellen zusammen. Zwischen Mikromeren und Dotterzellen ist aber von Anfang an die Größendifferenz viel auffallender als bei Amphioxus; die Furchung ist nicht mehr adäqual, sondern inäqual.

Schon im Stadium von acht Blastomeren tritt ein exzentrisches, gegen den animalen Pol zu verschobenes Blastocöl auf, das rasch an Größe zunimmt. Die Dicke der Blastocölwand ist eine ungleiche. Das aus geschichteten dotterärmeren, pigmentierten Mikromeren bestehende Dach des Blastocöls geht kalottenartig in die dotterreichen, aber pigmentärmeren Makromeren, welche den Boden des Blastocöls bilden, über.

Die schon bei der Blastula von Branchiostoma bemerkbare ungleiche Dicke der Blastulawand (Fig. 24) ist bei der Froschblastula noch viel auffallender.

Sich selbst überlassen richtet die Amphibienblastula im Wasser den animalen Pol stets nach oben, da ihre schwereren, dotterreichen Makromeren den leichteren, dotterärmeren Mikromeren gegenüber wie ein Gesenke wirken.

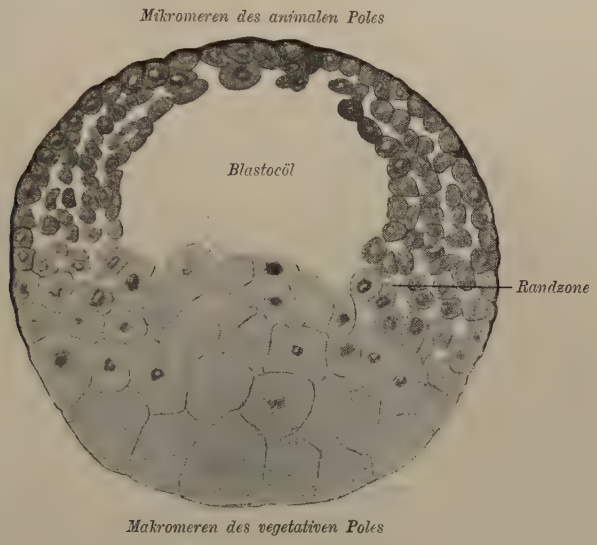



Fig. 24. Sagittalschnitt durch die Blastula des Frosches. Vergr. 30 : 1.

## Zweiter Modus.

### Partielle Furchung, diskoidaler und inäqualer Furchungstypus.

Als Beispiel für diesen Furchungstypus diene das Vogelei.

Sperlings-, Dohlen- und Stareier oder Reptilieneier (Eidechse) sind klarere Objekte zum Studium dieses Furchungstypus und der ersten Entwicklungsvorgänge als das leicht zu beschaffende, aber wenig günstige Hühnerei.

Die Furchung verläuft im unteren Teile des Eileiters und Uterus gleichzeitig mit der Bildung der sekundären Eihüllen.

Die vollkommen polare Differenzierung infolge umfangreicher Dotteranhäufung führt zur Abgrenzung des Ooplasmas am animalen Pole in Gestalt einer flachen Scheibe, der Keimscheibe, auf der Dotterkugel (Fig. 6 S. 19). Durch die Scheibenform des Ooplasmas wird der Verlauf der Furchen abgeändert. Die an dem kugelförmigen Froschkeim beschriebenen Meridionalfurchen werden in der Keimscheibe zu vertikal einschneidenden Radiär-, die Äquatorial- und Latitudinalfurchen werden zu Zirkulärfurchen. Die beiden ersten Furchen, die Primär- und Kreuzfurche, stehen im Hühnerkeim etwas exzentrisch und zerlegen die Keimscheibe wie bei den Amphibien in

Quadranten. Sie scheiden aber diese Quadranten nicht wie beim Froschei vollkommen, sondern nur im zentralen Gebiete der Keimscheibe. Die peripheren Teile der vier Blastomeren bleiben noch einige Zeit mit dem ungefurchten Keim in Zusammenhang (Fig. 25).

Nun treten den Meridionalfurchen des Froschkeimes entsprechende Radiärfurchen auf und teilen die zwischen den Winkeln der Kreuzfurchen gelegenen Blastomerenkanten.

Darauf werden die zentralen Blastomerenkanten von einer Zirkulärfurche abgetrennt, welche der Äquatorialfurche des Froschkeimes entspricht.

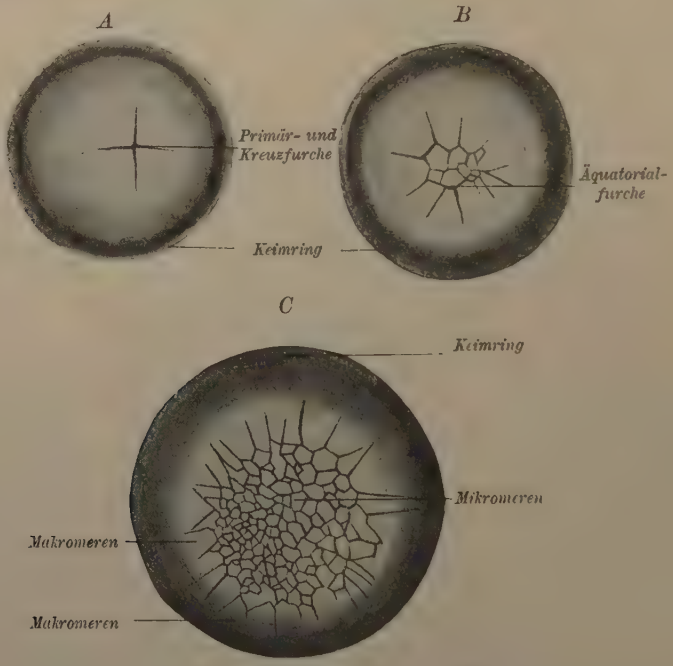



Fig. 25 *A*, *B*, *C*. Furchung des scheibenförmigen Keimes des Huhnes, nach Kölliker. Flächenbild des Keimes vom animalen Pole her betrachtet. Die peripher vom Keimwall oder Keimring befindliche Dotterkugel ist nicht gezeichnet. Schwache Vergrößerung.

So liefert auch die partielle Furchung eine Mosaik zentraler Mikromeren und peripherer Makromeren, die noch einige Zeit mit dem noch ungeteilten Ooplasma der Keimscheibe zusammenhängen.

Durch immer neue Radiär- und Zirkulärfurchen wird die Keimscheibe in immer zahlreichere und an Größe abnehmende Blastomeren zerklüftet.

Gleichzeitig mit der Sonderung des Keimes in flächenhaft nebeneinander liegende Blastomeren vollzieht sich auch eine solche in der Dicke der Keimscheibe in tangentialer Richtung. Sie führt zur Teilung in geschichtete Blastomeren. Jene wird durch horizontale Teilungsspindeln mit vertikalen Teilungsebenen, diese durch senkrechte Spindeln mit horizontalen Teilungsebenen bedingt (Fig. 26).

In senkrechten Schnitten durch sich furchende Keime erkennt man ferner (Fig. 27 *A*), daß die tiefsten Blastomeren ebenso wie die Randblastomeren noch mit dem ungeteilten Ooplasma der Keimscheibe zusammenhängen. Gleichzeitig treten an der Grenze von Keim und weißem Dotter mit Flüssigkeit gefüllte Vakuolen, die Dottervakuolen, als Zeichen der Verflüssigung des Dotters auf.

Durch die tangentialen Teilungen und die Schichtung der Blastomeren wird die Keimscheibe zu einem flachen Zellenklumpen, den man als eine abgeflachte Morula betrachten muß.

In dieser teilen sich nicht nur die peripheren, sondern auch die tiefen Blastomeren langsamer, weil sie Elemente des weißen Dotters aufnehmen und so zu Dotterzellen werden. Sie entsprechen den dotterreichen Zellen am vegetativen Pole der Amphibienmorula.

So vollzieht sich allmählich eine Sonderung in eine oberflächliche,

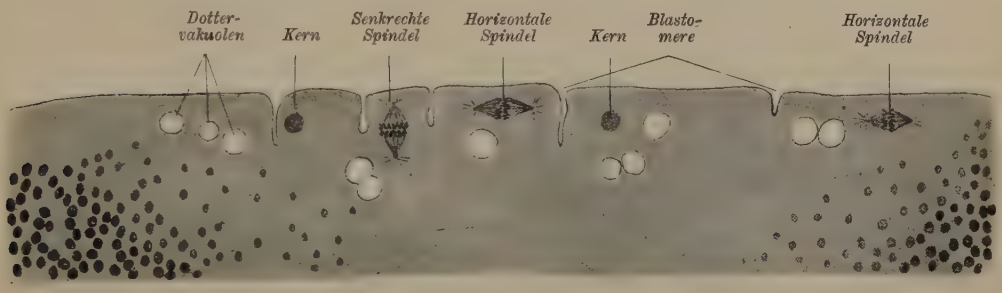



Fig. 26. Senkrechter Schnitt durch die sich furchende Keimscheibe des Huhnes etwa im Stadium von Fig. 23 *B*. Halbschematisch, mit Benutzung einer Figur von Duval.

epithelial sich ordnende Mikromerenlage, unter welcher eine Schicht von Dotterzellen liegt. Die zwischen den Zellen gelegenen Spalten fließen allmählich zu der Furchungshöhle oder dem Blastocöl zusammen, das namentlich zwischen den tieferen Dotterzellen und dem Dotter eine große Spalte bildet. Sie enthält Flüssigkeit und weiße Dotterkugeln. Dieses Entwicklungsstadium entspricht der Blastula der Amphibien. Nun breitet sich der Keim immer weiter in die Fläche aus. Er scheidet sich in eine geschlossene, obere epitheliale und in eine untere, aus strangartig zusammenhängenden Dotterzellen bestehende Schicht. Ihr schließen sich vom Boden des Blastocöls gelieferte weitere Blastomeren an (Fig. 27 *A*).

Im Boden des Blastocöls und im Keimwall bemerkt man schon im Morulastadium bei Vögeln und noch zahlreicher bei Reptilien (Fig. 61) Kerne, deren Gesamtheit man als Dottersyncytium bezeichnet. Man kann ein kernärmeres, zentrales und ein kernreicheres Randsyncytium unterscheiden. Diese Kerne sind bei der Furchung

schon im Morulastadium an die Grenze des Dotters oder in diesen selbst hineingeraten, vermehren sich noch einige Zeit durch Teilung, umgeben sich mit dotterhaltigem Plasma und schnüren sich knospen-

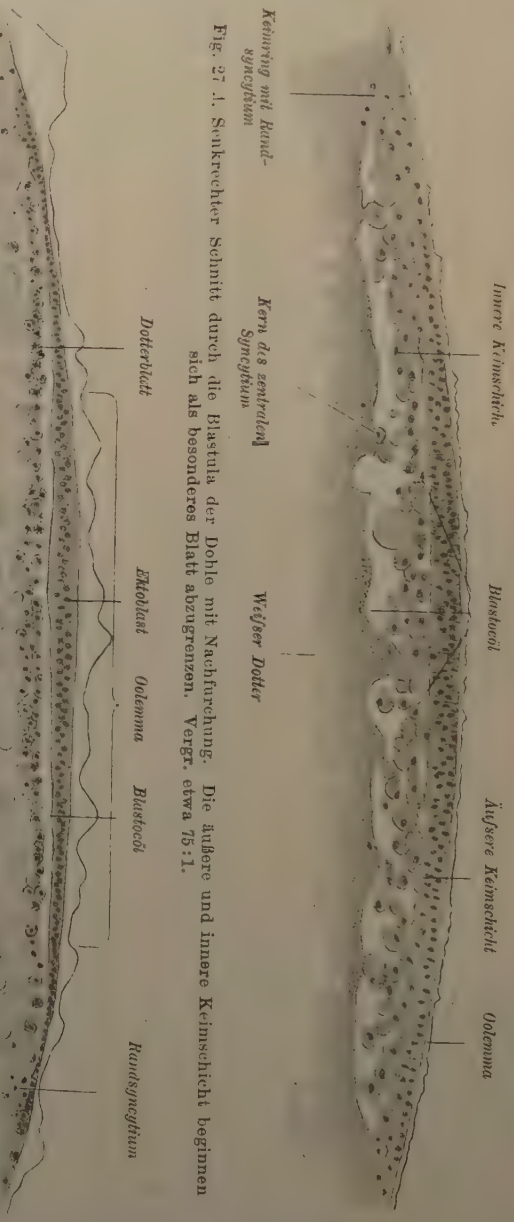



Fig. 27 A. Senkrechter Schnitt durch die Blastula der Dohle mit Nachfurchung. Die äußere und innere Keimschicht beginnen sich als besonderes Blatt abzugrenzen. Vergr. etwa 75 : 1.

Fig. 27. Die gesonderten Ektoblastzellen bilden durch ihre Zylinderform den Embryonalschild (siehe Fig. 59 u. 61). Das Dotterblatt bildet nun eine geschlossene Lage, die von dem Randsyncytium noch durch Dotterzellen ergänzt wird. Das Blastocöl hat an Geräumigkeit zugenommen. Vergr. etwa 75 : 1.

förmig in das Blastocöl vorspringend von der tiefsten, dem weißen Dotter aufliegenden Keimlage ab. Sie gesellen sich dann den Zellen des Dotterentoblasts bei.

Die Bildung von Dotterzellen seitens des Dottersyncytiums bezeichnet man als Nachfurchung.

Das Dottersyncytium spielt eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung des Dotters und bei der Ernährung des sich entwickelnden Keimes. Bei den Amphibien liegt der Dotter von Anfang an diffus im Ooplasma und bei der Furchung in den Blastomeren. Bei den meroblastischen Eiern muß derselbe erst in die aus der Keimscheibe abgefurchten und namentlich in die bei der Nachfurchung gelieferten Blastomeren zur Ernährung des Keimes aufgenommen werden.

Die Furchung ist beendet, wenn keine neuen Dotterzellen mehr durch die Nachfurchung geliefert werden.

Der flache hautartige Keim heißt jetzt Blastoderm (*βλαστός* Keim, *δέρμα* Haut) oder Keimhaut oder Discoblast (*δίσκος* Scheibe, *βλαστός* Keim) und besteht aus einer oberen, durchscheinenden Epithelschicht, welche uhrglasförmig mit zugeschärftem Rande auf dem verdickten Ringe weißen Dotters, dem Keimring oder Keimwall, ruht. Er enthält das Randsyncytium. Unter der Keimhaut ordnen sich die Dotterzellen zuerst zu netzförmigen Zellsträngen und dann zu einem geschlossenen Blatte, dem Dotterblatte (Fig. 27 *B*). Es umwächst, wie die äußere Schicht, den Dotter und besorgt dessen Aufnahme und Verarbeitung. Das Dotterblatt entspricht dem Dotterzellklumpen am Boden des Blastocöls der Amphibienblastula, ist aber, da der Dotter ursprünglich nicht in den Zellen, sondern unter ihnen gelegen ist, flächenartig angeordnet. Am befruchteten, gelegten oder kurze Zeit bebrüteten Vogelei sind beide Blätter stets vorhanden. Man erkennt bei Betrachtung der Keimhaut von oben her das Blastoderm als rundes durchscheinendes Feld. Dieses wird als heller Fruchthof oder Area pellucida bezeichnet. Es wird umschlossen von einem undurchsichtigen, durch den Keimwall bedingten Ring, dem dunkeln Fruchthofe oder der Area opaca (Fig. 59).

Medianschnitte durch die Keimhaut und den Dotter zeigen deutlich die äußere Zellschicht und das Dotterblatt (Fig. 27 *B*). Zwischen beiden bemerkt man, wie beim abgefurchten Amphibienkeim, den spaltförmigen Rest der Furchungshöhle und zwischen Dotterblatt und Dotter das mit Flüssigkeit erfüllte Blastocöl (Fig. 27 u. 61).

Wie das Vogelei furchen sich auch die dotterreichen Eier der Selachier, Knochenfische, Reptilien und der eierlegenden Säugetiere (Schnabeltier und Ameisenigel).

### Dritter Modus.

### Totaler und äqualer Furchungstypus der viviparen Säugetiere nach Dotterverlust.

Die Größe der Eizellen viviparer oder lebendig gebärender Säugetiere nimmt durch den mehr oder minder beträchtlichen Verlust an Dotter bedeutend ab. Die von der discoidalen abzuleitende Furchung wird damit total und äqual oder doch adäqual.

Nach Teilung des Spermoviums durch die senkrecht auf die erste Furchungsspindel einschneidende Primärfurche in zwei gleichgroße Blastomeren (Fig. 28 *A* u. *B*) treten nach kurzer Ruhepause weitere Teilungen ein (Fig. 29 u. 30), und es entsteht, ohne daß man Meridional-, Äquatorial- und Latitudinalfurchen immer scharf unterscheiden kann, die Morula (Fig. 31 *A*).

Da die Teilungen nicht gleichzeitig an allen Blastomeren verlaufen, findet man häufig helle größere, zur Teilung sich anschickende Blastomeren neben kleineren dunkleren, durch eine eben abgelaufene Teilung gelieferten. In der fertigen Morula der Säugetiere (Fig. 31 *A*) sind alle nicht in Teilung befindlichen Zellen nahezu gleichgroß, aber viel kleiner als das Spermovium. Sie messen bei dem Kaninchen nur etwa 20—45 $\mu$ gegenüber dem Spermovium von 180—200 $\mu$.

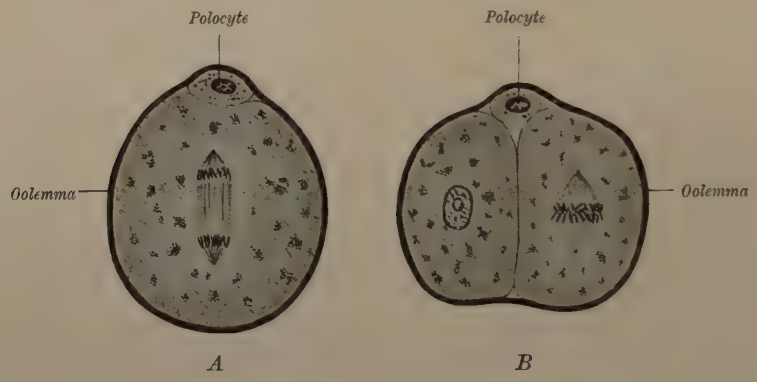



Fig. 28. *A* Furchungsspindel und *B* Primärfurche des Mäusespermoviums, nach Sobotta. Vergr. 500:1.

Zwischen den Blastomeren der Morula bestehen, wie in jedem Kugelhaufen, schon sehr früh kleine, interzelluläre Lücken. Sie sind mit Flüssigkeit erfüllt und fließen schließlich zu dem Blastocöl oder zu der Furchungshöhle zusammen. Es entsteht so eine aus einer einfachen Zellwand gebildete Blase, die Keimblase oder Vesicula blastodermica. Ihr liegt an dem animalen Pole ein knopfartig in das Blastocöl hervorragender Blastomerenrest an. Dieser, der Embryonalknoten, ist die erste Anlage des Keimlings oder des Embryos (Fig. 31 *C*). Die Keimblase darf nicht mit der Blastula des Lanzettfischchens, welche in ihrer Totalität zum Embryo wird, identifiziert werden. Sie muß vielmehr mit der Keimhaut der Reptilien und Vögel verglichen werden, wenn diese, was allerdings der großen Dotterkugel halber viel später eintritt, den Dotter gänzlich umwachsen hat und an ihrem animalen Pole den Embryo trägt.

Die Zellen der Keimblasenwand begrenzen sich peripher durch nahezu ebene, nach innen zunächst noch durch etwas konvexe Flächen

und passen sich durch ebene Flächen aneinander. Die Keimblasenwand besteht also aus Epithel (Fig. 31 *B* u. *C*).

Die Furchung beginnt und verläuft in der Regel im Eileiter.

Die Säugetierkeimblase wird erst im Uterus ausgebildet und besitzt

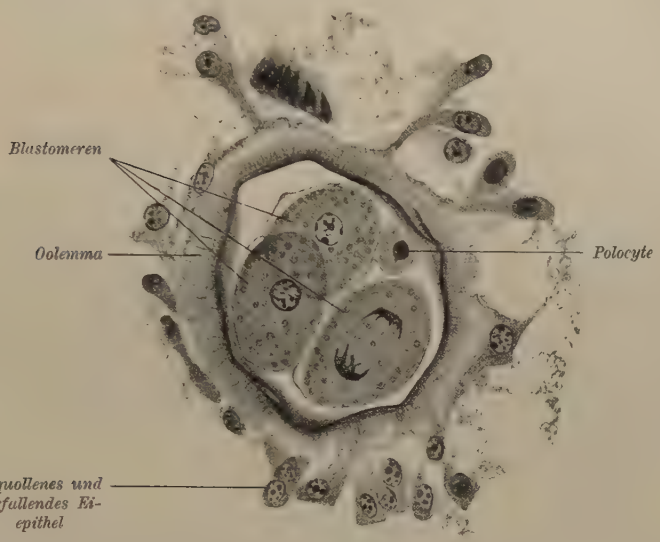



Fig. 29. Sich furchender Keim des Igels mit drei Blastomeren, davon die unterste in Teilung. Verg. etwa 750 : 1.

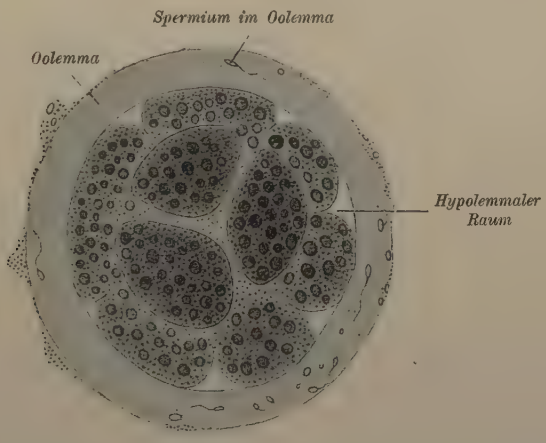



Fig. 30. Sich furchender Katzenkeim (Morulastadium). Vergr. etwa 360 : 1.

im Stadium des Embryonalknotens eine Größe von etwa $^5/_4$—2 mm (Kaninchen, Schaf, Schwein, Hund).

Die Zeit, welche die Keime zur Passage durch den Eileiter brauchen, ist nur bei wenigen Säugetieren bekannt. Bei der Maus gelangt der Keim schon am dritten Tage nach der Begattung in den Uterus und

besteht dann meist aus 32 Blastomeren. Bei der Hündin fand ich 8—10 Tage nach dem Belegen Keimblasen im Uterus, ebenso stets bei Schaf und Schwein am 12.—15. Tage nach der Begattung. Der Keim des Meerschweinchens dagegen und anderer Nager (Zieselmaus) besteht, im Uterus angekommen, nur aus wenigen Blastomeren und furcht sich da noch weiter. Bei der Passage durch den Eileiter wird

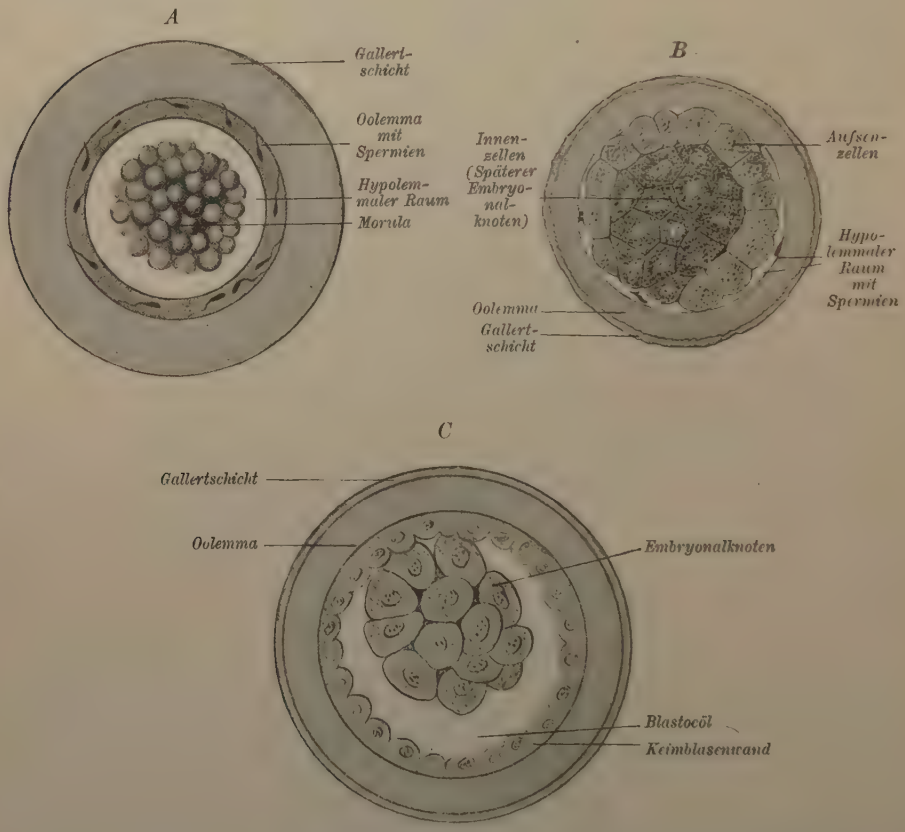



**Fig. 31.** *A* **Morula des Kaninchens, Seitenansicht.** *B* **Etwas ältere Morula des Kaninchens im optischen Durchschnitt,** *C* **Keimblase des Kaninchens mit Embryonalknoten im Durchschnitt. Nach van Beneden, aber mit z. T. anderer Deutung und Bezeichnung.**

das gequollene und gelockerte Eiepithel abgestreift (Fig. 29). Das Oolemma wird entweder schon im Eileiter aufgelöst (Maus), oder es besteht namentlich bei Abscheidung einer Gallertschicht noch kürzere oder längere Zeit an der Keimblase im Uterus (Kaninchen, Hund, Katze, Pferd).

Vom Menschen ist bis jetzt weder ein Furchungs- noch Keimblasenstadium mit Embryonalknoten bekannt.

## Experimentelles über die Furchung.

Man hat in neuester Zeit eine Reihe wichtiger, die Furchung betreffender Fragen experimentell zu lösen versucht. Dazu sind namentlich die leicht zu beschaffenen Amphibieneier, speziell die des Frosches, verwendet worden.

An der aus dem Ovarium ausgetretenen Eizelle sind der animale, pigmentierte und der pigmentfreie, vegetative Pol leicht zu unterscheiden. Außerdem bildet sich im animalen Pole die erste und zweite Reifespindel. Man kann den animalen Pol mit dem vegetativen durch die Eiachse verbinden und erkennt dann die polare Differenzierung der Eizelle. Aber eine Medianebene, welche der des zukünftigen Embryos entspricht, scheint vor der Befruchtung im Ei noch nicht ausgebildet zu sein.

Bei der Befruchtung dringt das Spermium in nächster Nähe des animalen Poles ein. Sein Weg, die Spermien- oder Befruchtungsbahn, wird durch einen Pigmentstreifen markiert, den das eindringende Spermium gleichsam in den Keim hereinzieht (Fig. 7). Die durch diese Spermien- oder Befruchtungsbahn gelegte Ebene heißt Befruchtungsebene. Da zu ihr die erste Teilungsspindel quer steht, muß bei normaler Entwicklung die erste Teilungsebene mit der Befruchtungsebene zusammenfallen.

Auch die Medianebene des Embryos fällt mit der ersten Furchungsebene zusammen, wird also durch die Befruchtungsebene bestimmt.

Das helle Dotterfeld am vegetativen Pol vergrößert sich etwa drei Stunden nach der Besamung nach einer Seite hin bis zum Äquator. Diese Stelle des Dotterfeldes liegt der Eintrittsstelle des Spermiums gegenüber.

Die Kreuzfurche sondert, nachdem durch die erste Furche die bilaterale Symmetrie des Embryos angebahnt wurde, das Material für Rücken- und Bauchregion.

Man könnte nun aus diesen Angaben schließen, daß die ersten vier Blastomeren selbst schon qualitativ verschieden seien, wie die später aus ihnen hervorgehenden Organe und Systeme. Es würde dann die spätere Verschiedenartigkeit der Organe schon in ihrer Anlage durch Verschiedenheiten in den einzelnen Blastomeren vorbereitet sein. Der Embryo selbst wäre der Anlage nach schon im Ei präformiert, sofern jedes aus der Keimscheibe des Hühnchens und der Meroblastier hervorgehende Organ in irgend einem räumlich bestimmten Bezirk der Keimscheibe seine vorgebildete Anlage hätte (Prinzip der organbildenden Keimbezirke). Tatsächlich läßt sich aber höchstens nachweisen, daß der sich rascher furchende, vorwiegend aus Mikromeren bestehende Teil der Keimscheibe zur hinteren Körperhälfte umgebildet wird. (Nimmt man den stumpfen Pol eines Hühnereies in die linke, den spitzen in die rechte Hand, und verbindet beide Pole durch eine Linie, dann entspricht eine auf deren Mitte gefällte Senkrechte derLängsachse des späteren Embryonalkörpers. Das Kopfende des Embryos ist dem das Ei Haltenden ab-, das Schweifende aber zugekehrt.

Das Experiment an den sich furchenden Keimen niederer Tiere zeigt ferner, daß die Trennung der beiden ersten Blastomeren nicht immer zur Entwicklung eines rechten und linken Halbembryos zu führen braucht. Jedes Teilstück kann, bei gewissen Tieren sich weiter furchend, je einen entsprechend kleineren Embryo liefern. Bei manchen Wirbellosen, auch beim Amphioxus lassen sich solche Teilungen bis in das 8—16-Zellenstudium des gefurchten Keimes fortsetzen und ergeben dann ebenso viele Zwerglarven oder -embryonen. Durch mechanische Trennung der beiden ersten Blastomeren sind auch bei Amphibien nicht zwei halbe, sondern zwei Ganzlarven, ebenso wie durch unvollständige Trennungen Doppel- und Mehrfachbildungen gezüchtet worden.

Im übrigen ist der Erfolg und die Deutung der an den Keimen von Wirbellosen und Wirbeltieren vorgenommenen chemischen, thermischen und mechanischen experimentellen Eingriffe vielfach noch so verschieden und vieldeutig, daß hier auf diese interessanten Fragen nicht in Kürze eingegangen werden kann.

Die naheliegende Vermutung, daß die Schwerkraft den Verlauf der Furchen beeinflusse, hat sich nicht als stichhaltig erwiesen. Die Schwerkraft beeinflußt zwar (z. B. im Froschei) die Anordnung des Dotters und Ooplasmas, sofern dieses bei allen experimentellen Lagerungen des Eies sich stets wieder an den animalen Pol auf dem spezifisch schwereren Dotter ansammelt, aber nicht direkt den Teilungs- oder Furchungsvorgang als solchen.

Rotiert man befruchtete Froscheier so schnell auf einer Scheibe, daß die Zentrifugalkraft stärker als die Schwerkraft auf das Ei wirkt, so kann man das Ooplasma vom Dotter scheiden, auf den animalen Pol konzentrieren und die totale Furchung an dem sonst holoblastischen Ei in eine partielle umwandeln.

### Angebliche parthenogenetische Furchung bei Wirbeltieren.

Bis in die neueste Zeit herein bestand die vielverbreitete Ansicht, daß sich auch die Eier der Wirbeltiere und des Menschen entweder noch im Ovar oder nach der Ovulation in den ausleitenden Organen wie die mancher Wirbelloser ohne Befruchtung, also parthenogenetisch teilen und wechselnd weit entwickeln könnten. Ich habe unter kritischer Sichtung des vorliegenden Materials gezeigt, daß es sich um Fragmentierungen zugrunde gehender unbefruchteter holoblastischer Eier oder Keimscheiben handelt. Mit einer regelrechten Furchung dürfen diese Fragmentierungen aber nicht verwechselt werden. In anderen Fällen handelt es sich nach Erfahrungen an Wirbellosen um überreife und deshalb schlecht befruchtete oder durch geschwächte Spermien befruchtete Eier, die zwar die Furchung beginnen, aber sehr bald absterben. Es gibt bis jetzt keine stichhaltigen Beweise für eine natürliche Parthenogenesis der Wirbeltiere.

## II. Die Gastrulation und die Keimblätter.

Durch Einstülpung der Blastula am vegetativen Pole entsteht bei den Chordaten und Wirbeltieren aus der ursprünglichen Hohlkugel ein doppelwandiger Becher mit weitem Zugange, die Darm- oder Becherlarve oder die Gastrula (*γαστήρ* = Magen). Nach der Einstülpung behält der nicht eingestülpte Teil der Blastula seine ursprünglichen Beziehungen zur Außenwelt bei. Der eingestülpte Teil jedoch ändert seine Leistung und übernimmt die Verdauung der in die Höhle des

Bechers hineingeratenen Nahrungsbestandteile. Er wird nun als inneres Keimblatt oder Entoblast von dem äußeren Keimblatt oder Ektoblast unterschieden (ἔντος = innen, ἔκτος = außen, βλαστός = Keim). Zwischen beiden liegt der spaltenförmige Rest des Blastocöls. Die vom Entoblast umschlossene Höhle der Darmlarve heißt Urdarm. In den Urdarm führt der Urmund, durch welchen die Nahrung eingeführt und das Unverdauliche wieder entfernt wird. Der Urmund ist gleichzeitig Urafter. Die Gastrulation führt also auf sehr einfache Weise zur Scheidung in zwei primäre Keimblätter, die als äußeres Hautblatt und als inneres oder Darmblatt im Umkreise des Urmundes durch Umschlag zusammenhängen (Fig. 32).

Die Darmlarve findet sich in fast allen Kreisen der Wirbellosen als freilebende Entwicklungsform und steht bei den Cölenteraten sogar dem ausgebildeten Tier sehr nahe. Aber auch bei den Wirbeltieren wird das Gastrulastadium, wenn auch vielfach in recht verwischter Form, durchlaufen und führt auch bei ihnen zur Sonderung der Keimblätter. Die Gastrula ist also eine ebenso weitverbreitete als wichtige Entwicklungsform. Durch den wechselnden Dottergehalt der verschiedenen Eizellen wird die ursprünglich sehr einfache und klare Art der Gastrulation durch Einstülpung (Invagination) mehr oder minder, oft fast bis zur Unkenntlichkeit verwischt und schließlich bei den höheren Wirbeltieren ganz rudimentär. Aber bis herauf zum Menschen sind die Spuren dieses fundamentalen Vorganges nachweisbar. Über die Einzelheiten des Gastrulationsprozesses gehen die Anschauungen der Autoren zum Teil noch sehr weit auseinander. Ihr Bestehen und ihre Bedeutung für die Bildung der Keimblätter wird aber wohl ausnahmslos anerkannt.

Unter einem Keimblatt versteht man die flächenhafte Anordnung embryonaler Zellen zur hautartigen Begrenzung der Außen- und Innenfläche des Embryos sowie seiner Leibeshöhle und seiner Hüllen.

Man unterscheidet zunächst nur zwei Keimblätter:

1. das äußere Keimblatt, den Ektoblast, und
2. das innere Keimblatt, den Entoblast.

Beide werden als primäre Keimblätter bezeichnet gegenüber dem

3. dritten, später auftretenden, zwischen Ektoblast und Entoblast gelegenen, sekundären Mittelblatte oder Mesoblast (μέσος = in der Mitte, dazwischen).

Aus den Keimblättern gehen die einzelnen Gewebe, Organe und Apparate nicht nur des Embryos selbst, sondern auch die seiner Hüllen und Anhänge dadurch hervor, daß sich die Keimblätter histologisch und morphologisch sondern.

Dies geschieht einmal durch ungleiches Wachstum. Infolge ungleicher Zellenvermehrung durch Teilung kommt es zu Verdickungen, Faltenbildungen, Aus- und Einstülpungen an den anfänglich dünnen und flachen Keimblättern sowie zu Spaltungen ursprünglich einheitlicher und zu Verwachsungen anfänglich getrennter Teile. All das führt zur Sonderung bestimmter Zellenverbände, zu deren räumlicher Begrenzung und Verlagerung. So entstehen unter fortschreitender Arbeitsteilung der Zellen immer kompliziertere Formen des anfangs sehr einfach gebauten Embryos und seiner Anhangsbildungen.

Gleichzeitig ändern die Zellen der Keimblätter ihre Form, Größe und Struktur zur Übernahme neuer und immer komplizierterer physiologischer Leistungen. Es entstehen Verbände gleichartiger Zellen zu gleichartigen Leistungen, die Gewebe. Diese vereinigen sich dann zur Übernahme noch verwickelterer Leistungen zu Organen und diese endlich zu Apparaten und Systemen.

Die Entwicklung des Embryos oder die Embryogenie zerfällt also in die Entwicklung der Gewebe oder die Histogenie (ἱστος = Gewebe, γενεά = Entwicklung) und die Entwicklung der Organe oder die Organogenie.

Früher faßte man jedes Keimblatt als histologisches Primitivorgan auf. Jedes Keimblatt sollte nach dieser Meinung bestimmte Gewebe und Organe liefern. In neuerer Zeit aber ergeben sich Einschränkungen dieser Auffassung. Es hat sich gezeigt, daß dieselben Gewebe aus verschiedenen Keimblättern hervorgehen können, wie z. B. Epithel aus allen drei Keimblättern, glatte Muskelfasern aus dem Mesoblast und Ektoblast. Dagegen gehen gewisse Organe immer aus demselben Keimblatt hervor, z. B. das Nervensystem nur aus dem Ektoblast, quergestreifte Muskulatur nur aus dem Mesoblast.

Wenn nun auch nach dieser Anschauung, zu welcher ich mich auf Grund eigener Untersuchungen ebenfalls bekennen muß, die Keimblätter die Fähigkeit, spezifische Gewebe aus sich herauszubilden, nicht in dem früher angenommenen Sinne und Umfange besitzen und dadurch ihrer Bedeutung als histologische Primitivorgane gewissermaßen beraubt werden, so läßt sich doch immerhin ein ungefährer Überblick über die Herkunft mancher Gewebe und Organe aus den einzelnen Keimschichten geben, der ein Zurechtfinden des Anfängers erleichtert.

1. Der Ektoblast liefert:
   a) die Epidermis mit ihren Anhangsorganen (Hornschuppen, Federn, Haaren, Hufen, Nägeln, Krallen, Klauen, Hornscheiden der Hohlhörner);
   b) die gesamten Epithelien der Mundhöhle und des Endstücks des Mastdarmes (des Mund- und Afterdarmes), Epithel des Scheidenvorhofes und der Harnröhre;

c) die Epithelien der gesamten Hautdrüsen sowie der eigenen und Anhangsdrüsen der Mund- und Nasenhöhle, nebst dem vorderen Lappen der Hypophyse;
d) den Schmelz der Zähne;
e) das gesamte Nervensystem inkl. Sympathicus, die Stützsubstanz des Zentralnervensystems (Neuroglia und Ependym); die Neuroepithelien der Sinnesorgane und die Pigmentschicht der Netzhaut;
f) die Linse des Auges und ihre Basalhaut;
g) den kaudalen Teil des primären Harnleiters und damit das Epithel der Harnleiter und der bleibenden Niere (?);
h) die eigene glatte Muskulatur der Knäueldrüsen der Haut und die glatte Muskulatur der Iris;
i) das Epithel des Amnions und des amniogenen Chorions.

2. Der Entoblast (Protentoblast + Dotterblatt):
a) das gesamte Epithel des Darmkanals (mit Ausschluß des Mund- und Afterdarmes);
b) das Epithel der eigenen Drüsen des Darmes und seiner großen Anhangsdrüsen (Bauchspeicheldrüse, Leber, Schilddrüse, Thymus);
c) das Epithel des Respirationsapparates (des Kehlkopfes, der Luftröhre, Bronchien und Lungen);
d) die Chorda dorsalis;
e) das Epithel der Harn- und Nabelblase sowie der Allantois.

3. Der Mesoblast besteht etweder aus dicht gedrängten und zu Platten angeordneten (niedere Wirbeltiere, Fig. 33 u. 52) oder aus lockeren, vielgestaltigen, in eine ernährende Flüssigkeit eingebetteten Zellen (z. B. Fig. 73). In diesem Falle spricht man von einem Mesenchym (*μέσος* = in der Mitte, *ἔγχυμα* = das Ausgegossene). Zwischen beiden Mesoblastformen bestehen Übergänge und beide haben gleiche gewebsbildende Potenz. Aus dem Mesoblast entsteht:
a) die quergestreifte Muskulatur,
b) das Cölomepithel,
c) die Epithelien der Vorniere, Urniere und der vordere Teil des primären Harnleiters; das Epithel der Hoden und Eierstöcke sowie ihrer Ausführungsgänge (mit Ausschluß des kaudalen Endes des primären Harnleiters),
d) die glatte Muskulatur (mit Ausnahme derjenigen der Knäueldrüsen der Haut und der Irismuskulatur) sowie die Muskulatur des Herzens.

Das nach Bildung dieser Gewebe noch übrige (sekundäre) Mesenchym liefert

e) die gesamten Bindesubstanzen des Körpers (Bindegewebe, elastisches Gewebe, Fettgewebe, Knorpel, Knochen, Zahnbein);

die Lymphknoten, sämtliche Arten von Leukocyten sowie die Haut,

f) die Binnenzellen (Endothelien) zur Begrenzung aller im Bindegewebe entstehenden Spalten- und Hohlräume (der Gelenkhöhlen, Synovialbeutel, Subarachnoideal- und Subduralräume, der Lymph- und Blutgefäße).

Am klarsten ist die Gastrulation mit ihren Folgezuständen wieder bei dem Lanzettfischchen. Ihre Schilderung bietet eine Einführung in das Verständnis der verwickelteren Verhältnisse bei den Wirbeltieren.

## 1. Die Gastrulation und Keimblattbildung des Lanzettfischchens, Branchiostoma.

Die epitheliale Blastula des Amphioxus flacht sich am vegetativen Pole ab und stülpt sich nach dem Blasenzentrum ein, wie man die Wand eines hohlen Gummiballes mit dem Nagelglied des Daumens einstülpen kann. Richtiger ausgedrückt wird der Rand der abgeflachten Delle durch rege Zellvermehrung in der konvexen Kuppe über die Delle vorgeschoben. Mit zunehmender Tiefe der Einstülpung wird die Keimhöhle oder das Blastocöl zu einer immer schmäleren Spalte. Schließlich liegt der eingestülpte Teil der Keimblase der nicht eingestülpten Wand unter völliger Verdrängung des Blastocöls dicht an. Es ist nun eine doppelwandige Schale mit ursprünglich weiter, später sich verengender Öffnung, die Darmlarve oder Gastrula (*γαστήρ* = Magen), entstanden. Ein weiter Urmund, das Prostoma (*πρό* = vorher, früher *στῶμα* = Mund), führt in den zentralen, von dem epithelialen Innenblatte begrenzten sackförmigen Urdarm oder in das Archenteron (*ἀρχαῖος* = alt, *ἔντερον* = Darm) (Fig. 32).

Aus der die Urdarmwand bildenden Zelltapete gehen außer dem Epithel des späteren Darmkanals, noch andere wichtige Organanlagen hervor. Man bezeichnet deshalb die Urdarmhöhle auch besser als Darmleibeshöhle oder Cölenteron. (*κοίλωμα* = Höhle, *ἔντερον* = Darm.)

Die beiden Epithelschichten des Doppelbechers sind nun zu den beiden primären Keimblättern, die äußere Schicht zum äußeren Keimblatt oder Ektoblast, die innere zum inneren Keimblatt oder Entoblast geworden.

Beide Keimblätter übernehmen verschiedene Leistungen.

Das äußere Keimblatt dient nicht nur als Körperbedeckung, sondern auch durch Ausbildung von (in den Figuren nicht abgebildeten) Flimmerhaaren als Bewegungsorgan im Wasser. Außerdem bilden sich aus ihm unter dem Einfluß äußerer Reize das Nervensystem und die, bei Amphioxus freilich noch sehr primitiven, Sinnesorgane.

Das innere Keimblatt verarbeitet die durch den Urmund in das Cölenteron gelangten Nahrungsstoffe und sondert sich in das eigentliche Darmepithel, in die Chordaanlage und in die Mesoblastfalten.

Doch ist weder der Urdarm dem Darme noch der Urmund dem Munde des erwachsenen Tieres gleichwertig. Der Urmund schwindet nach verhältnismäßig kurzem Bestand bis auf

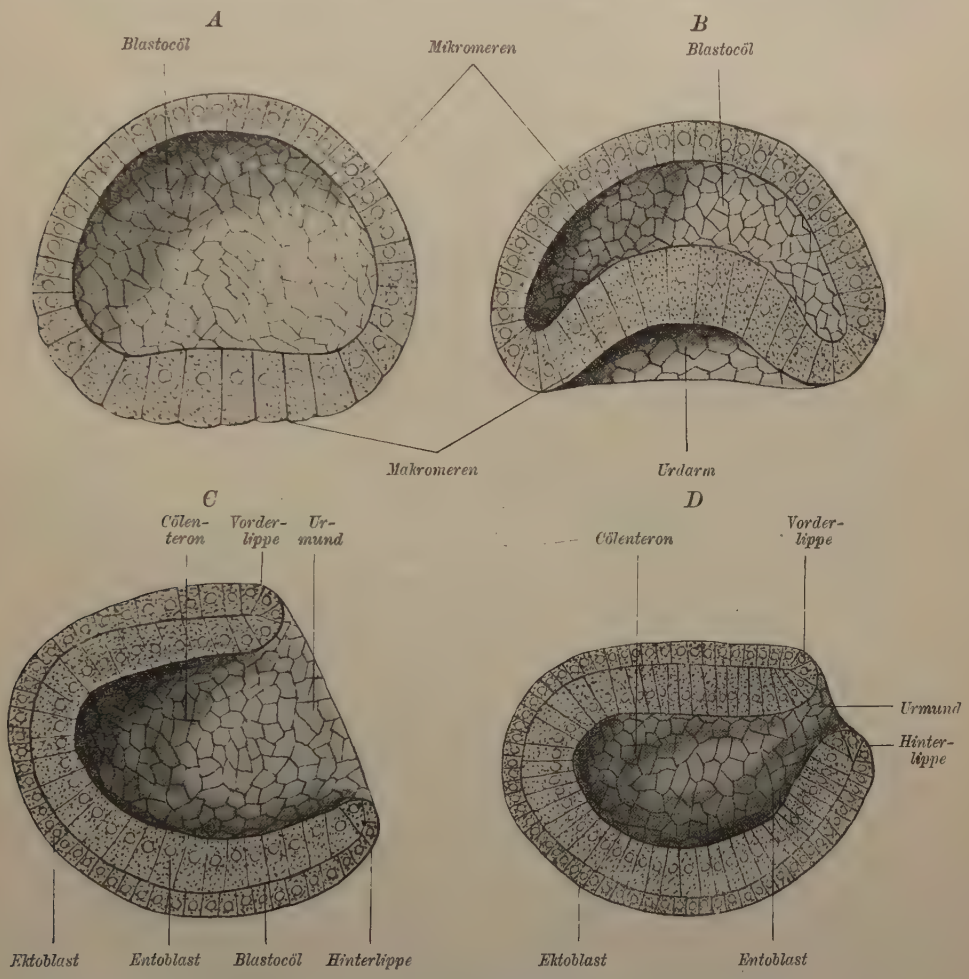



Fig. 32. Vier Medianschnitte *A*, *B*, *C*, *D*, zur Gastrulation des Amphioxus, nach Hatschek; z. T. mit anderer Bezeichnung.

einen kleinen Rest, der zum After wird. Der bleibende, sekundäre oder Dauermund bildet sich viel später und an einer ganz anderen Stelle. Vom Urdarm wird nach Bildung des Mittelblattes nur ein Teil in das Epithel des bleibenden Darms umgewandelt.

Die einem Doppelbecher ähnliche Gastrula streckt sich nun in die Länge und bildet so ein doppelwandiges Säckchen. Der Urmund

verengt sich zu einem kleinen, am Hinterende der Larve gelegenen Loche, das frei auf deren abgeflachter Rückenfläche mündet.

Somit kann man jetzt an der Larve nicht nur vorn und hinten, rechts und links, sondern auch im Medianschnitte eine dorsale und ventrale Urmundlippe oder kurzweg Vorder- und Hinterlippe unterscheiden (siehe Fig. 32 *C* und *D*).

### Bildung der Chorda dorsalis und des Mesoblasts.

An die mit diesem Stadium beendete Gastrulation schließen sich weitere morphologische und histologische Sonderungen in den primären Keimblättern an. Sie führen zur Anlage eines mittleren Keimblattes und der von ihm umschlossenen Leibeshöhle. Aus dem Entoblast entsteht der Dauerdarm und das Achsenskelet, aus dem Ektoblast die Anlage des Zentralnervensystems und die Epidermis.

Der Entoblast bildet an dem Dache des Cölenterons nebeneinander drei parallele rinnenförmige Ausstülpungen, die sich allmählich abschnüren.

Die mediane als verdickte Platte angelegte und aus hohen Zylinderzellen bestehende Falte wird nach der Abschnürung zu einem soliden Strang. Sie liefert das Material für das bei Amphioxus höchst primitive, nur aus einem Zellstrange bestehende Achsenskelet, für die Rückensaite, die Chorda dorsalis (Fig. 33 *A*, *B*, *C*, *D*).

Die beiden seitlichen Falten bestehen aus weniger hohen Zellen als die übrige Wand des Cölenterons. Sie bilden die Anlage des mittleren Keimblattes oder des Mesoblastes und heißen Mesoblastfalten. Die von ihnen begrenzte, mit dem Cölenteron zusammenhängende Spalte ist die Anlage der Leibeshöhle oder des Cöloms. Sofern das Cölom als eine Ausbuchtung des Cölenterons, wie hier bei Amphioxus, entsteht, nennt man es ein Enterocölom. Nun schnüren sich die Mesodermfalten von dem Entoblast ab, und dieser schließt sich unter ihnen durch Verwachsung seiner Ränder.

Der nach Abschnürung der Chorda und der Mesoblastfalten übrige Entoblastrest wird in der Folge als Enteroderm (*ἔντερον* = Darm, *δέρμα* = Haut) oder Darmblatt zum Epithel des bleibenden Darmes (Fig. 33 *D*).

Die anfänglich glattwandigen Mesoblastfalten werden nun durch vom Rücken und der Seite her einschneidende segmental hintereinander auftretende Querfalten gefächert. Diese Faltenbildung beginnt etwas vor der Mitte der Larve und schreitet nach dem Hinterende zu fort. So entsteht rechts und links je eine Reihe hintereinander gelegener Säckchen, die Ursegmente, Folgestücke oder Metameren (*μετάμερη* = aufeinanderfolgende Teile). Die Larve hat damit

metameren Bau erhalten (Fig. 34). Die Höhlen der Ursegmente kommunizieren noch einige Zeit mit der Darmhöhle (Fig. 33 *B*). Dann schnüren sie sich von den Flanken der Chordafalte und dem Darm vollkommen ab, und das Enteroderm schließt sich unter der Chorda (Fig. 33 *C* und *D*).

Das ursprünglich einheitliche Cölenteron der Gastrula ist nun 1. in den Dauerdarm und 2. in die dorsolateral von ihm gelegenen

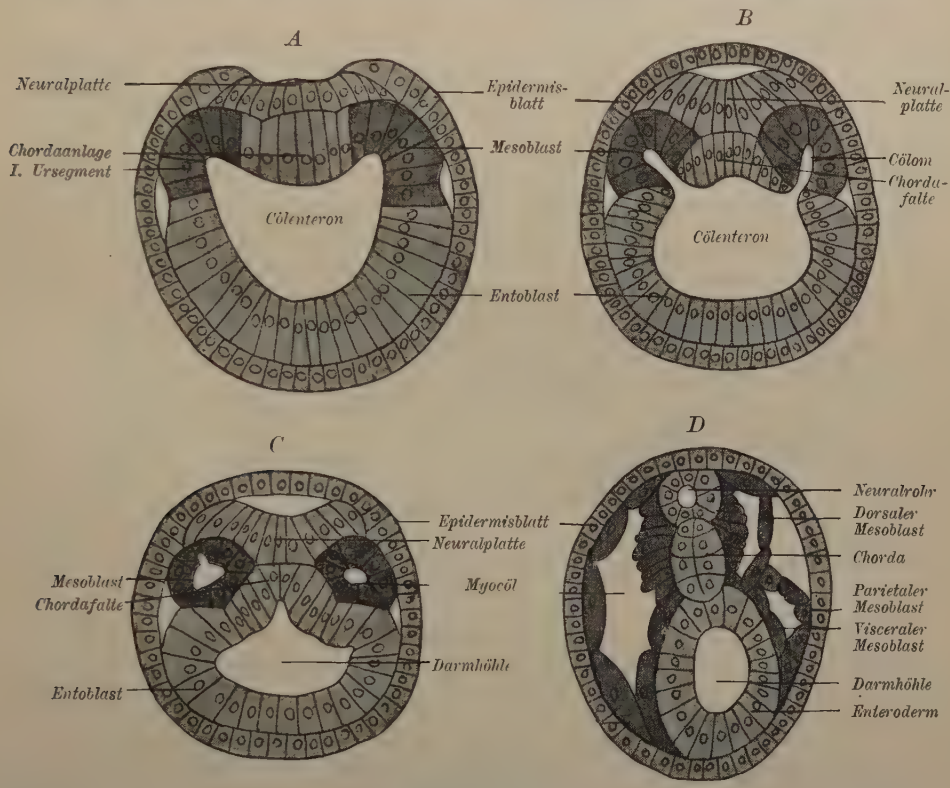



**Fig. 33** *A*, *B*, *C*, *D*. Querschnitt durch einen Amphioxusembryo mit sich bildendem ersten Ursegment. *B* Querschnitt durch einen Amphioxusembryo, dessen fünftes Ursegment in Bildung begriffen ist. *C* Querschnitt durch einen Amphioxusembryo mit fünf Ursegmenten. *D* Querschnitt durch die Mitte eines Amphioxusembryo mit elf Ursegmenten. In der linken Hälfte der Figur ist das Ursegment noch nicht in dorsalen und ventralen Mesoblast gegliedert. Nach Hatschek.

Höhlungen der Ursegmente, das Myocoel und in das ventral von diesem gelegene segmentierte Cölom gesondert worden.

Inzwischen haben sich die Ektoblastzellen im Bereiche einer medianen Strecke des Rückens der Darmlarve verdickt und sich als Nerven- oder Neuralplatte von den übrigen niederen Ektoblastzellen geschieden. Man faßt diese nun unter dem Namen Epidermisblatt zusammen.

Nun faltet sich die Medullarplatte unter dorsaler Aufbiegung ihrer Ränder zu einer Rinne, zu der Neuralrinne (*νεῦρον* = Nervenrohr). Die

Ränder der Rinne heißen Neuralwülste. Der Boden der Neuralrinne buchtet das Dach des Urdarms nach unten etwas ein (Fig. 33 *A*). Durch die Differenzierung der Neuralplatte und Neuralrinne kommt die schon im Gastrulastadium angedeutete bilaterale Symmetrie der Amphioxuslarve noch schärfer zum Ausdruck.

Die Zellen des Epidermisblattes lösen sich dann von den Rändern der Neuralfurche, überwachsen diese und schließen sich über ihr (Fig. 33) als Deckplatte.

Diese Überwachsung beginnt am hinteren Körperende von der Hinterlippe aus und schreitet über den Rücken des Embryos nach vorne fort. Es besteht nun auf dem Rücken der Larve eine kleine, sich immer weiter kopfwärts verschiebende Öffnung im Epidermisblatt, der Neuroporus (*νεῦρον* = Nervenrohr, *πόρος* = Öffnung). Er führt in die von der Deckplatte überwachsene Neuralfurche und an deren hinterem Ende durch den Urmundrest in das Cölenteron (Fig. 34).

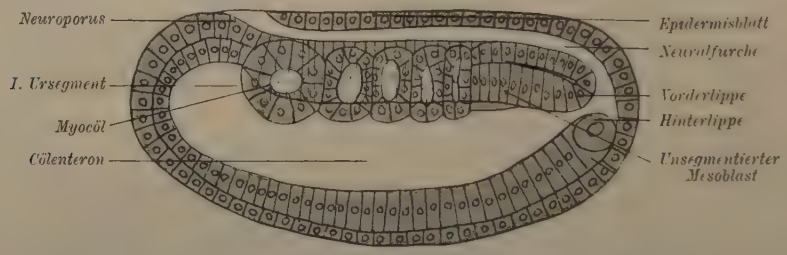



Fig. 34. Optischer Längsschnitt durch einen Amphioxusembryo mit fünf Ursegmenten in Seitenansicht, nach Hatschek.

Die Ränder der Neuralfurche biegen sich dann unter dem Epidermisblatt zusammen und verwachsen in der Richtung von hinten nach vorn zum Neuralrohre, dessen hinteres Ende durch den Urmundrest mit dem inzwischen gebildeten Dauerdarm kommuniziert (Fig. 34).

Diese eigenartige und bedeutsame, nur durch die Verfolgung der Gastrulation verständliche, in der ganzen Wirbeltierreihe mit Einschluß des Menschen in bestimmten Entwicklungsstadien wiederkehrende Kommunikation zwischen Nerven- und Darmrohr heißt Canalis neurentericus.

Zwischen Neuralrohr, Darm und den beiden Reihen der Ursegmente durchzieht die Chorda dorsalis die immer mehr in die Länge wachsende Larve (Fig. 36).

## Weitere Gliederung des Mesoblasts.

Die Kanten der sich vergrößernden Ursegmente wachsen zwischen Epidermis und Darm ventralwärts vor (Fig. 33 *D*), bis sie in der ventralen Medianebene zusammentreffen. Sie bilden dann ein aus zwei Zell-

blättern bestehendes ventrales Darmgekröse, ein Mesenterium ventrale, zwischen Rumpf- und Darmwand (Fig. 36).

Aus den dorsalen Falten, welche zur Abgliederung der hintereinander gelegenen Ursegmente führen, sind dünne senkrechte Scheidewände geworden, welche die einzelnen Ursegmente trennen.

Später sondern sich die neben der Chorda gelegenen würfelförmigen dorsalen Teile der Ursegmente als dorsaler Mesoblast von deren ventralem Teile oder dem ventralen Mesoblast durch eine horizontale Faltenbildung und heißen dann Urwirbel oder Somiten (Körperstücke von σῶμα = Körper) (Fig. 36). Die unteren Teile der Ursegmente liefern die bindegewebig-muskulöse Darmwand oder den visceralen Mesoblast sowie die bindegewebige Leibeswand oder den parietalen Mesoblast und begrenzen die Leibeshöhle.

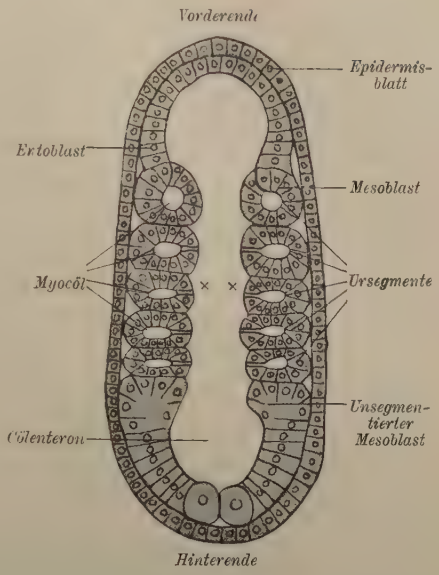



Fig. 35. Amphioxusembryo mit fünf Ursegmenten, optischer Durchschnitt von der Rückenfläche her, nach Hatschek. Die beiden großen Zellen am Hinterende der Embryonen in Fig. 31 u. 32 bestehen in Wirklichkeit nicht. Man sieht medialwärts unter ×× noch die Öffnungen der Ursegmente mit dem Cölenteron zusammenhängen. Erst nach vollkommener Abschnürung der Ursegmente und Schluß dieser Kommunikation wird das Cölenteron zur Darmhöhle.

Die Urwirbel enthalten bei Amphioxus nur das Zellmateriel zur Bildung der Myomeren (μῦς = Muskel, μέρος = Teil) oder Myo-

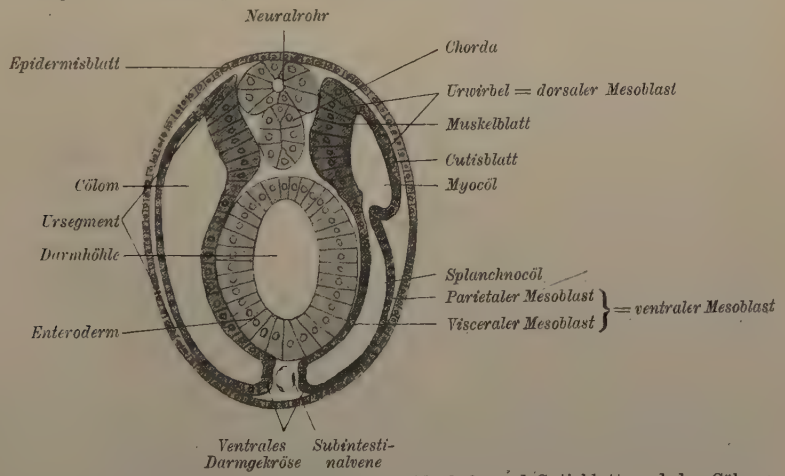



Fig. 36. Schema zur Differenzierung der Urwirbelwand in Muskel- und Cutisblatt und des Cöloms in Myocöl und Splanchnocöl sowie zur Bildung des ventralen Darmgekröses. (Vgl. mit Fig. 33 *D*.) In der linken Hälfte der Figur ist das Ursegment noch nicht in Urwirbel u. ventralen Mesoblast gegliedert.

tome (*μῦς* = Muskel, *τομός* = Abschnitt) und der Myosepten, d. h. der segmentalen Rumpfmuskeln und des sie überkleidenden und trennenden Bindegewebes. Erst bei den Wirbeltieren werden außer diesen Organen aus einem Teil der Urwirbel auch noch die Knorpel- und Knochenwirbel gebildet.

In der Vorderlippe des Canalis neurentericus besteht noch längere Zeit ein ungegliederter Proliferationsherd, welcher durch rege Zellvermehrung das Material zur kaudalen Ergänzung der Medullarplatte, der Chorda, der Cölomfalten, Ursegmente und des Darmes bildet und so noch längere Zeit das Längenwachstum der Larve vermittelt, während deren Vorderkörper schon weiter entwickelt und gegliedert wird. Diese wichtige Stelle werden wir bei allen Wirbeltierembryonen und auch beim Menschen wiederfinden. Man kann sie im Hinblick auf ihre histologischen

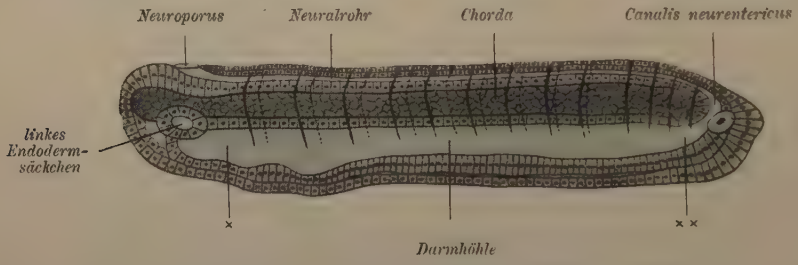



Fig. 37. Keimling des Amphioxus mit 13 Ursegmenten, nach Hatschek.
Die Ursegmente der linken Seite sind mit ganzen, die der rechten Seite mit punktierten Linien eingezeichnet; an der mit × bezeichneten Stelle bildet sich auf der linken Seite der Larvenmund, an der mit × × bezeichneten Stelle der After.

Potenzen Teloblastem nennen, um mit einem allgemein gültigen kurzen Namen weitläufige Wiederholungen zu vermeiden (*τέλος* = Ende, *βλάστημα* = Keim, Wachstum).

## Bildung des Afters und Mundes; Kiemenspalten.

Die ursprünglich vorn blindgeschlossene Darmanlage setzt sich nun durch Bildung des Mundes und Afters mit der Außenwelt in Verbindung.

Am vorderen Körperende bildet sich im Gebiete des ersten Segmentes eine scheibenförmige Verdickung des Epidermisblattes, dessen Zellen hochprismatisch werden. An diese Verdickung legt sich das Enteroderm von innen her an. Dann brechen beide zur Bildung des Larvenmundes durch.

Der obere Schenkel des hufeisenförmigen Canalis neurentericus schließt sich, wenn die Larve eine langgestreckte fischähnliche Form anzunehmen beginnt. Sein unter der Verschlußstelle gelegener unterer Schenkel bricht nach außen durch und wird so zum After (Fig. 38 *A*).

Nun kommuniziert der Darm einer Larve von etwa 14 Ursegmenten durch den Larvenmund und den After mit der Außenwelt.

Gleichzeitig mit der Mundbildung entsteht die erste Kiemenspalte im ventralen Gebiete des zweiten Segmentes dadurch, daß sich eine Enterodermtasche nach außen ausbuchtet und, mit ihrem Grunde den Mesoblast verdrängend, sich an die Innenfläche des Epidermisblattes anlegt. Schließlich bricht die aus einer Enteroderm- und einer Epidermislamelle bestehende „Verschlußmembran“ durch.

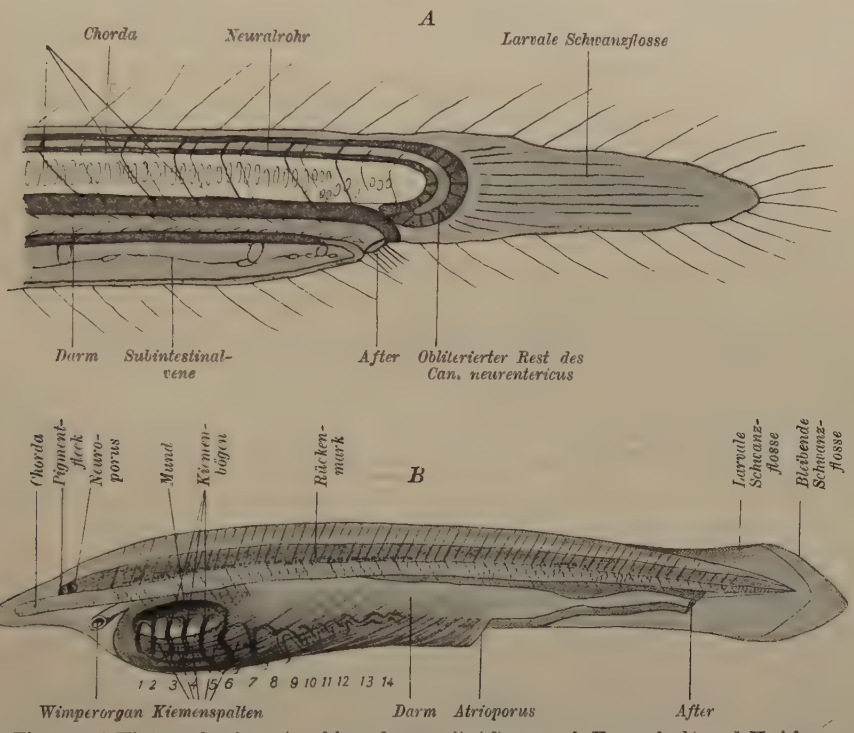



Fig. 38. *A* Hinterende einer Amphioxuslarve mit After, nach Korschelt und Heider. *B* Amphioxuslarve mit Mund, 14 primären Kiemenspalten und 64 Körpersegmenten, nach Ray-Lankester und Willey.

Hinter der ersten Kiemenspalte bilden sich in derselben Weise noch elf weitere „primäre“ Kiemenspalten, die größtenteils auf der rechten Körperseite liegen. Die zwischen den Kiemenspalten gelegenen Mesoblastwülste heißen Kiemenbogen. Über der Serie primärer Kiemenspalten entsteht später noch eine Serie „sekundärer“ Kiemenspalten. Die primären Kiemenspalten rücken später auf die linke Körperseite, die sekundären bleiben dagegen auf der rechten. Nun kann das durch den Mund eingesogene Atemwasser durch die Kiemenspalten ausgestoßen werden.

Der Larvenmund wird zum Velum umgewandelt (Fig. 21). Der Dauer- oder definitive Mund entsteht vor der Erhebung paariger Falten

in der Umgebung des Larvenmundes und rückt aus der ursprünglich linksseitigen Lage in die ventrale Mittellinie.

Mit dieser Entwicklungsstufe sind wichtige Vorstufen des Organisationsprinzips der Wirbeltiere erreicht:

Das Epidermisblatt umhüllt den in seiner ganzen Länge durch die Chorda gestützten fischähnlichen, aber noch kopflosen Körper. Über der Chorda liegt das Nerven-, unter ihr das Darmrohr. Dieses kommuniziert durch Mund und After sowie durch die Kiemenspalten mit der Außenwelt. Aus dem dorsalen Mesoblast, den Urwirbeln, bilden sich die Myomeren und Myosepten. Das Mittelblatt ist durch die Leibeshöhle in den parietalen und visceralen Mesoblast gespalten. Der viscerale Mesoblast liefert die Hüllen des Darmrohrs und seiner Anhangsdrüsen, der parietale Mesoblast die ventrale Muskulatur des Rumpfes, das Exkretionssystem und die Genitalanlagen.

Ein sehr spärliches Bindegewebe dient zur Verbindung der Organe und zur Cutisbildung.

Die

## 2. Gastrulation und Keimblattbildung der Amphibien

wird durch den bedeutenden Dottergehalt der Eizellen verlangsamt und weicht nicht unbeträchtlich von der Gastrulation des Amphioxus ab. Auch bestehen Unterschiede in der Gastrulation der geschwänzten Amphibien oder Urodelen und der schwanzlosen oder Anuren (οὐρά = Schwanz, δήλως = offenbar deutlich).

Diese Abweichungen bilden wichtige Bindeglieder zum Verständnis der durch wachsenden Dottergehalt noch mehr abgeänderten Gastrulation der Reptilien, Vögel, der eierlegenden und der durch abermalige Dotterabnahme der Eizellen verwischten Gastrulation der lebendig gebärenden Säugetiere und des Menschen. Ihre Erörterung ist also unerläßlich.

Wir betrachten zunächst als lehrreiche Beispiele die Blastula des Wassermolches und des Frosches.

Das kalottenförmige Dach der Blastula des Wassermolches besteht aus Mikromeren und geht durch Vermittlung einer ringförmigen, etwas verdickten „Randzone“ in den aus dotterreicheren Makromeren oder Dotterzellen gebildeten Boden der Blastula über (Fig. 39).

Bei Fröschen und Kröten setzt sich das Dach der Blastula aus einer äußeren Deckschicht und einer inneren Grundschicht zusammen. Jene wird von einer Lage schwarzpigmentierter kubischer, diese aus einer mehrfachen Lage pigmentärmerer Zellen aufgebaut (Fig. 40).

Bei Molch und Frosch behindern die mit vielen Dotterplättchen belasteten Dotterzellen eine Einstülpung an dem Dotterpole, wie sie

bei Amphioxus stattfindet. Der Entoblast wächst vielmehr zwischen Äquator und Dotterpol ein und bildet entweder eine nach hinten offene halbkreisförmige Rinne (Frosch, Fig. 41 *A*) oder eine dreieckige Grube (Molch, Fig. 42). Durch diese Lage des Urmundes kommt die Hauptmasse der Dotterzellen unter den Urmund zu liegen (Fig. 40 und 43). Somit besteht bei den Anuren zunächst ein halbkreisförmiger Urmund mit sichelförmig gekrümmter Vorderlippe und nach hinten freiem Rand. Die Hinterlippe ist noch nicht ausgebildet. Durch seinen Pigmentgehalt setzt sich dieser scharf von dem zwischen seinen Schenkeln gelegenen hellen „Dotterfeld" ab.

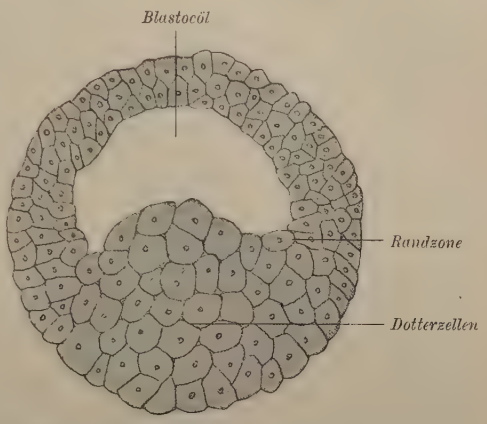



Fig. 39. Sagittalschnitt durch die Blastula des Wassermolchs (Triton taeniatus), nach O. Hertwig.

An einem Medianschnitt durch die Molchgastrula sieht man, wie die Mikromeren der Blastulakuppel von der dorsale Blastoporuslippe aus zur Bildung des Urdarmdaches einwachsen, während dessen Boden durch invaginierte Dotterzellen gebildet wird (Fig. 43 und 44).

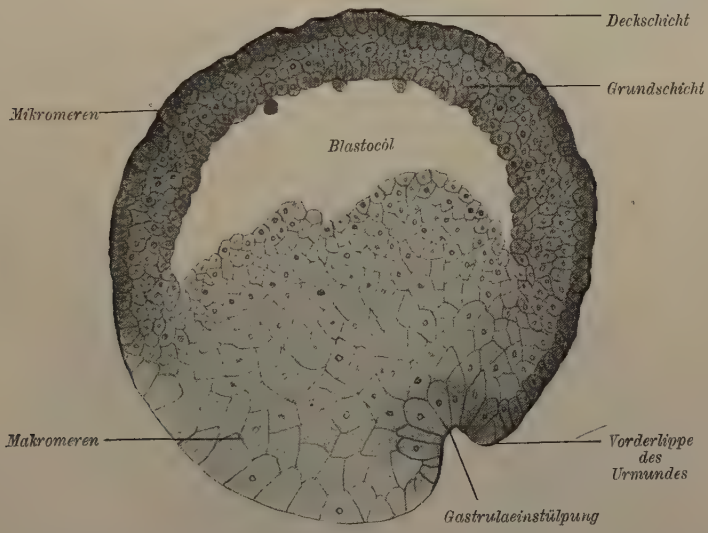



Fig. 40. Sagittalschnitt durch die Blastula vom Frosch mit eben beginnender Gastrulaeinstülpung.

Durch weiteres Einwachsen des Urdarmes wird allmählich das Blastocöl, wie bei Amphioxus, auf eine zwischen Urdarm und Keimblasenwand gelegene Spalte reduziert. Am blinden Ende des Cölen-

terons gehen die Zellen des Urdarmdaches ohne scharfe Grenze in die des Urdarmbodens über.

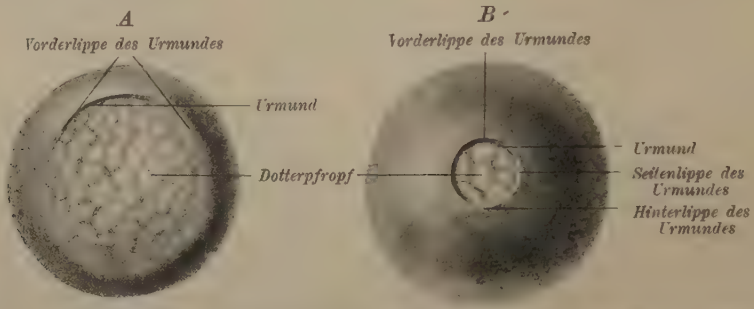



Fig. 41 *A*. Halbkreisförmiger Urmund der Froschgastrula. *B* Ringförmiger Urmund der Froschgastrula. Nach den Modellen von F. Ziegler.

Gleichzeitig mit der Vertiefung des Urdarmes ordnen sich beim Wassermolch die Mikromeren des Urdarmdaches zu einer einschichtigen Entoblastlage (Fig. 44). Ebenso wandeln sich die Ektoblastzellen am animalen Pol in Epithel um. Diese Umwandlung der Mikromeren in Epithel schreitet nun vom animalen Pole allseitig bis gegen den Urmundrand fort und führt dazu, daß der ganze Keim mit Ausnahme des Dotterfeldes von einer epithelialen Schicht umhüllt wird, während die dorsale Urmundlippe immer weiter vom Äquator ab über das Dotterfeld nach abwärts rückt. Durch Schließung ihrer hufeisenförmigen Schenkel zum Ringe geht der Urmund beim Frosche aus der Sichelform in die Ringform über (Fig. 41 *A* und *B*; 45 *A*).

Fig. 42. Dreieckiger Urmund der Molchgastrula, nach O. Hertwig.

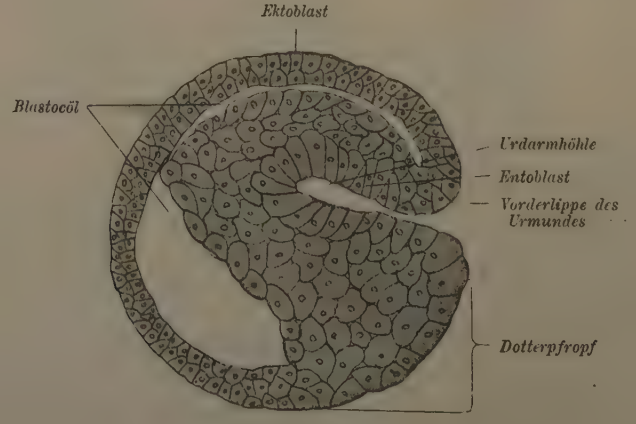



Fig. 43. Medianschnitt durch die Gastrula vom Wassermolch, nach O. Hertwig.

Nun erkennt man auf Sagittalschnitten außer der Vorder- auch noch die etwas später entwickelte Hinterlippe (Fig. 46 *D* und *E*).

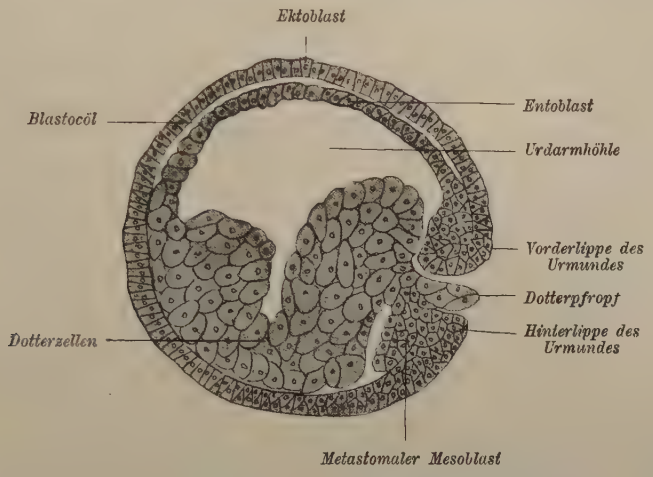



**Fig. 44. Medianschnitt durch eine noch weiter entwickelte Gastrula des Wassermolches, nach O. Hertwig.**

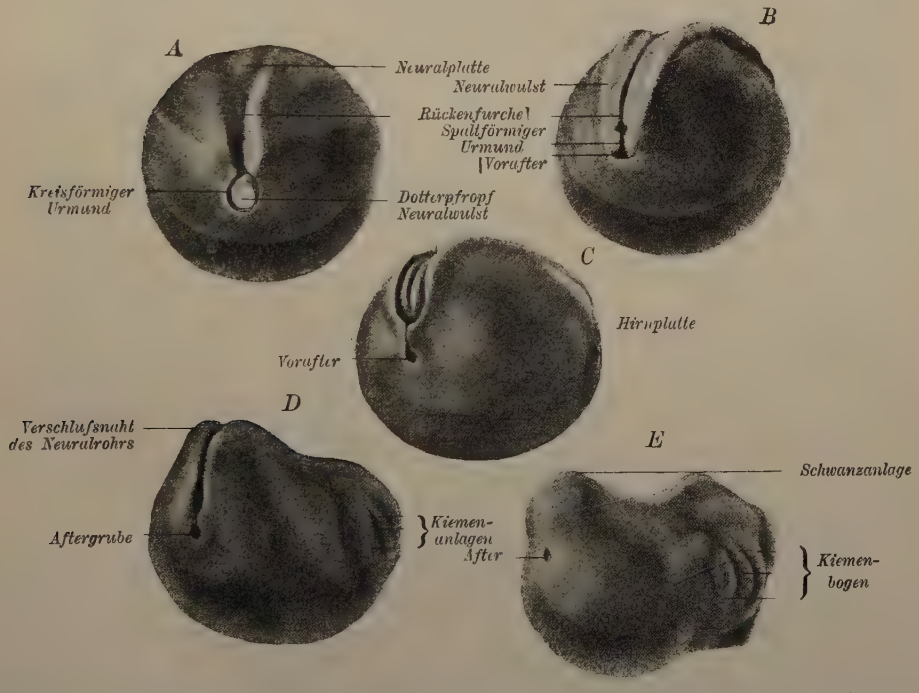



**Fig. 45** *A, B, C, D, E.* **Fünf Entwicklungsstadien von Rana fusca, nach den Modellen von F. Ziegler.**

Aus dem sich mehr und mehr verengenden Urmund ragt bei Molch und Frosch noch einige Zeit der immer kleiner werdende Rest des Dotterfeldes als „Dotterpfropf“ heraus (Fig. 41 *B*, 44 und 45 *A*).

Endlich wird der Urmund in eine kleine lineare Spalte umgewandelt, in deren Tiefe der Dotterpfropf versinkt (Fig. 45 *B*).

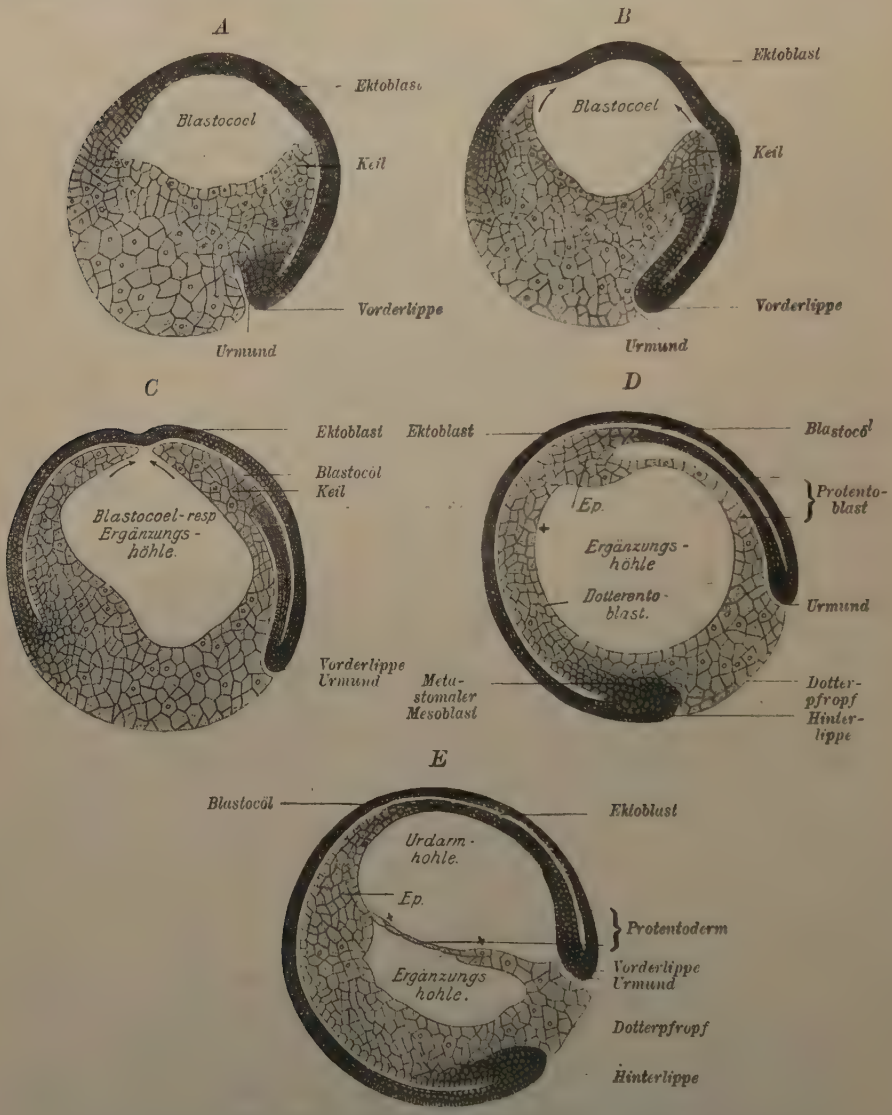



**Fig. 46** *A, B, C, D, E.* **Fünf Medianschnitte durch die Froschgastrula, nach O. Schultze, um die Entstehung der Ergänzungshöhle zu zeigen, z. T. mit eigener Bezeichnung.** *Ep.* **= Ergänzungsplatte.**

Nach vollendeter Gastrulation heißt die äußere epitheliale, bei dem Wassermolch einschichtige, bei Fröschen und Kröten mehrschichtige Außenschichte der Gastrula Ektoblast. Er schlägt sich wie bei Amphioxus an den Urmundlippen in die Urdarmwand, d. h. den Entoblast um.

Es ist für das Verständnis der Gastrulation der Amnioten von Bedeutung, daß schon bei dem Amphioxus und bei den Amphibien die Urdarmdecke aus Mikromeren, der Urdarmboden aber aus Makromeren oder (bei den Amphibien) aus Dotterzellen besteht.

Die Urdarmdecke markiert den Rücken, die aus Dotterzellen bestehende untere Urdarmwand die Bauchseite des Embryos, welche im Wasser stets nach unten gerichtet ist. Der Urmund liegt wie bei Amphioxus am hinteren Leibesende. Der entgegengesetzte Teil der Gastrula wird zum Kopfende.

An Medianschnitten durch die Froschgastrula erkennt man eine wichtige Abweichung von der Molchgastrula. Man sieht nämlich, daß sich der Urdarm anfänglich als solide Zellplatte anlegt. In dieser tritt eine enge Spalte auf und nun gleicht der Urdarm einer flachen Tasche. Vor dem blinden Grunde des Urdarms erheben sich die Dotterzellen wie der Rand einer Schale und bilden im Schnitte einen zugeschärften, gegen das Blastocöl gerichteten soliden Keil (Fig. 46 *A* und *B*, Keil).

Der Urdarm verdrängt bei kleinen Amphibienkeimen, ähnlich wie bei Amphioxus und Triton das Blastocöl. Bei größeren Amphibienkeimen aber tritt eine für die Beurteilung der Gastrulation der Amnioten sehr wichtige und sehr bemerkenswerte Abweichung ein.

Es wachsen dann beim Frosche zuweilen, bei den noch dotterreicheren größeren Eiern der Kröten und Salamander gewöhnlich, Dotterzellen am Rande des Blastocölbodens an der Innenfläche des Ektoblasts gegen den oberen Pol der Gastrula (Fig. 46 *A* und *B*, in der Richtung der Pfeile) in die Höhe und verschmelzen schließlich mit ihren Rändern (Fig. 46 *C*). Dadurch wird ein Teil des Blastocöls abgegliedert, sekundär von Dotterzellen umschlossen, und liegt nun unter dem Boden der sich weiter entwickelnden Urdarmhöhle (Fig. 46 *D* und *E*).

Die den Urdarmboden bildende Zellplatte verdünnt sich mehr und mehr, reißt schließlich — etwa zwischen beiden Kreuzchen in Fig. 46 *E* — ein und verschwindet vollkommen. Die Urdarmhöhle fließt nun mit dem Rest des Blastocöls oder mit der Ergänzungshöhle zu einem Raum, der primitiven Darmhöhle, zusammen. Die Urdarmhöhle wird somit durch die Ergänzungshöhle zur primitiven Darmhöhle ergänzt und erweitert.

Die Wand der primitiven Darmhöhle besteht jetzt einmal aus der noch erhaltenen Ober- und Seitenwand des Urdarms, dem Protentoblast, und dann aus dem Dotterentoblast, d. h. den Dotterzellen,

welche den Blastocölrest oder die Ergänzungshöhle begrenzen. Wir bezeichnen die Wand des Urdarmes als „Protentoblast“ (πρῶτος = frühest), weil sie mit dem Entoblasten der Amphioxusgastrula gleichwertig ist. Während bei Amphioxus nur Protentoblast besteht, gesellt sich zu diesem bei den Amphibien und Amnioten noch das Dotterentoblast. Nach Zusammenfluß der Urdarm- und Ergänzungshöhle heißt die ganze Wand des primitiven Darms — also Protentoblast und Dotterentoblast zusammen — schlechtweg Entoblast. Dieser wird nun, wie bei Amphioxus der Protentoblast allein, zur Bildung der Chorda, des Mesoblasts und des Enterodermes verwendet. Das verdickte Übergangsgebiet, in welchem der Grund des Urdarmes nach vorn mit dem Dotterentoblast zusammenhängt, nenne ich Ergänzungsplatte (Fig. 46 *D* u. *E*, *Ep*). Sie besteht zum größten Teile aus Dotterzellen. Die Ergänzungsplatte finde ich bei allen von mir untersuchten Amnioten. Es bestehen also vor der Chorda in Gestalt der

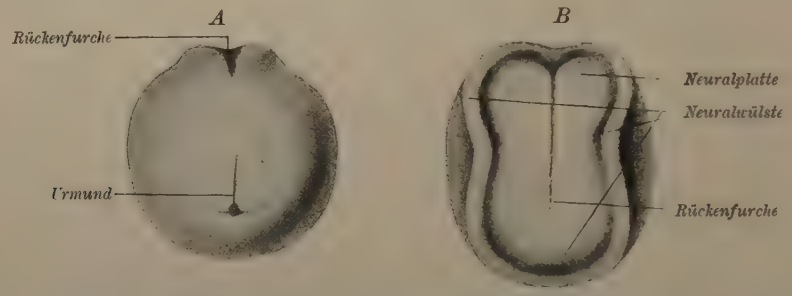



Fig. 47. *A* Keimling von Triton taeniatus mit deutlich entwickelter Rückenrinne vor dem Urmund, *B* mit deutlicher Neuralplatte, Neuralwülsten und Rückenrinne vom Rücken her gesehen, nach O. Hertwig.

Ergänzungsplatte und hinter ihr in Gestalt des Teloblastems wichtige Proliferationsgebiete für das Längenwachstum des Körpers.

### Bildung der Chorda und des Mesoblasts bei dem Wassermolch.

Bisher war die Gestalt der Amphibienembryonen eine sehr einfache (Fig. 47). Der noch kugelige oder längliche Embryo zeigt auf seiner Dorsalseite vor dem Urmund oder nach dessen Schluß vor der Primitivrinne und vor dem After die durch die Neuralplatte und -wülste ausgezeichnete Rückenfläche. In der Mitte der Neuralplatte bemerkt man die enge Rückenrinne. Von vorn nach hinten fortschreitend, grenzt sich die aus hochzylindrischen Zellen bestehende Neuralplatte (Fig. 50) scharf durch die sich erhebenden Neuralwülste gegen das dünne aus Deck- und Grundschicht (Fig. 51 *A*) bestehende Epidermisblatt ab. Der vorderste verbreiterte Teil der Neuralplatte, die Hirnplatte, ist die erste Andeutung der Hirnanlage. Dann biegen sich die Neuralwülste dorsal einander entgegen und verwachsen mit ihren Kanten zuerst in

der Nackengegend und von da kopf- und schwanzwärts weiter zur Bildung des Neuralrohres (Fig. 51 *A*, B). Dies trennt sich dann von dem durch Verwachsung seiner Ränder über ihm geschlossenen Epidermisblatt (Fig. 51 *B*).

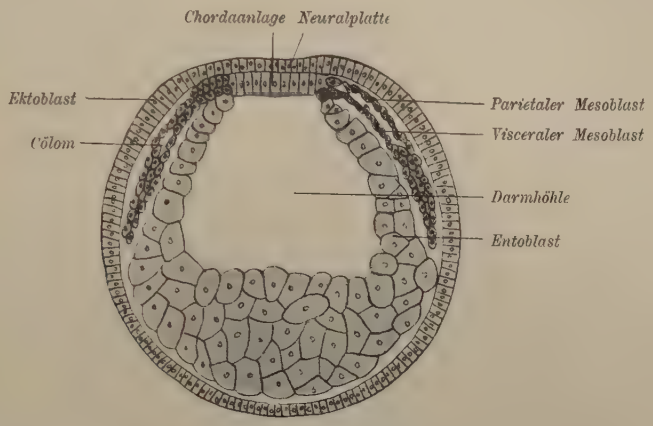



Fig. 48. Querschnitt durch einen Keimling vom Triton, nach O. Hertwig.

Querschnitte lassen erkennen, wie sich die Chorda von vorn nach hinten fortschreitend aus dem Entoblast abfaltet, während rechts und links von ihr die Mesoblastplatten vom Entoblast her entstehen (Fig. 48). Sie bilden aber nicht mehr wie bei Amphioxus hohle Aus-

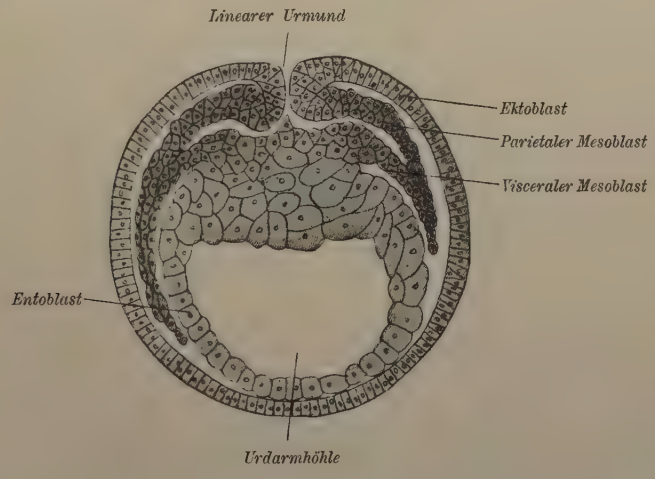



Fig. 49. Querschnitt durch einen Keimling von Triton im Gebiete des Urmundes, nach O. Hertwig.

stülpungen der Urdarmwand, sondern solide Platten, in denen nur ganz hinten im Bereiche des Urmundes noch eine durch den Urmund zugängliche Cölomspalte als Rest des Enterocöloms bei Amphioxus erkennbar ist (Fig. 49).

In der Richtung nach vorn sind parietaler und visceraler Mesoblast noch nicht getrennt. Manche Autoren deuten diesen Befund dahin, daß parietaler und visceraler Mesoblast in der Richtung nach dem Kopfende zu durch die Dotterzellenmasse zusammengepreßt seien. Sie nehmen, da später das Cölom den ursprünglich soliden Mesoblast wieder in parietalen und visceralen Mesoblast trennt, auch beim

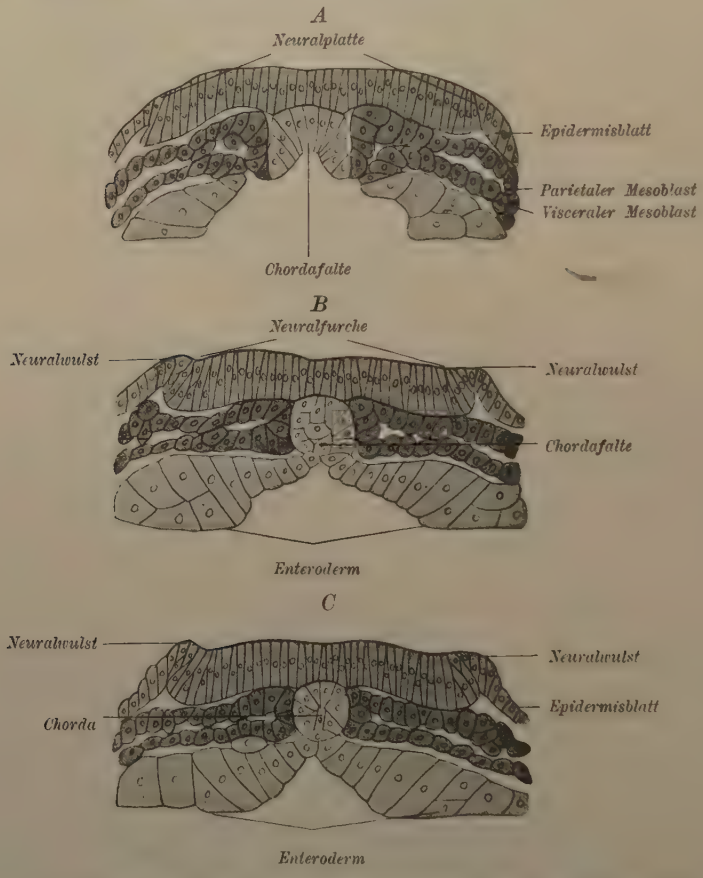



**Fig. 50** *A*, *B*, *C*. **Drei Querschnitte durch einen Tritonkeimling mit sich bildenden Neuralwülsten, nach O. Hertwig.**

Wassermolch eine Bildung des Mesoblasts durch Ausstülpung aus der Urdarmwand und eine Enterocölombildung wie bei Amphioxus an. Andere widersprechen dieser Auffassung, treten für eine Mesoblastbildung durch Abspaltung vom Entoblast ein und sehen nur ganz hinten noch eine spurweise Wiederholung der Art der Enterocölom- und Mesoblastbildung bei Amphioxus. In der Tat handelt es sich um Übergangsformen zwischen einer soliden Mesoblastbildung durch Abspaltung und einer solchen durch Abfaltung vom Entoblast.

Der Mesoblast wächst zuerst rings um den Urmund als prostomaler Mesoblast und weiter cranial rechts und links aus der Urdarmwand als gastraler Mesoblast aus und schiebt sich mit seinen freien Rändern zwischen Epidermisblatt und Darmwand, ähnlich wie bei Amphioxus, ventralwärts bis zur Verschmelzung seiner freien Ränder, unter Bildung eines ventralen Darmgekröses vor. Schon vor der Bildung des ventralen Darmgekröses ist im Mesoblast die Cölomspalte aufgetreten (Fig. 49).

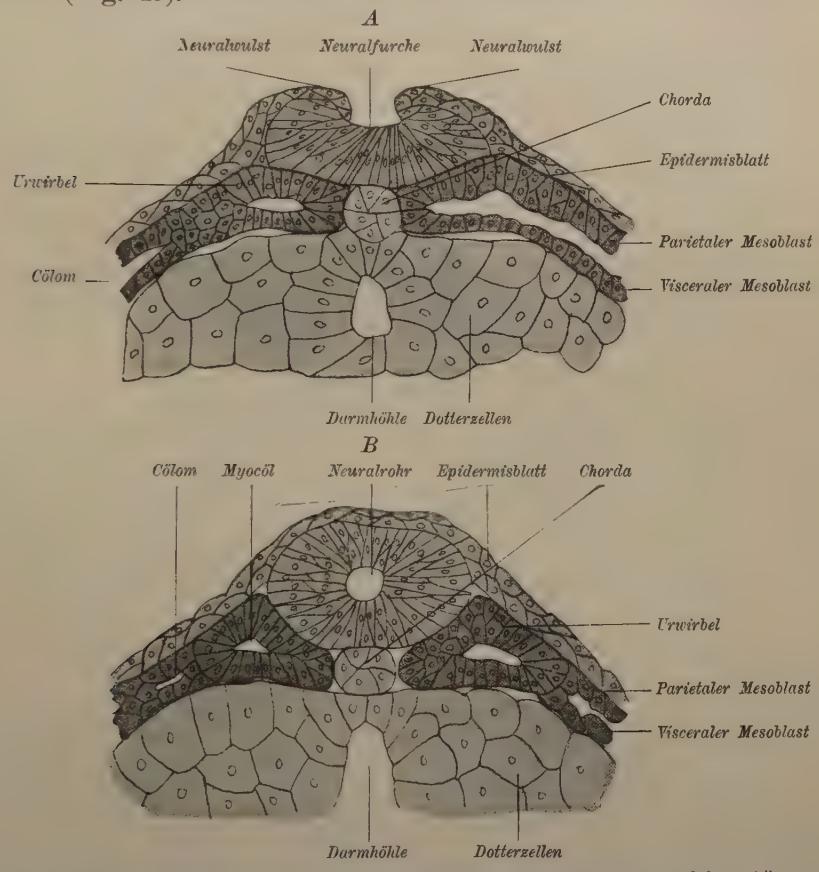



Fig. 51 *A* u. *B*. Zwei Querschnitte durch Tritonkeimlinge mit noch offener Neuralrinne (*A*), geschlossenem Neuralrohr (*B*) und sich abgliedernden Urwirbeln, nach O. Hertwig.

Aus dem dorsalen Mesoblast gliedern sich dann, ähnlich wie bei Amphioxus, die Urwirbel ab, der ventrale Mesoblast scheidet sich in visceralen und parietalen Mesoblast (Fig. 51).

Die Chordafalte trennt sich rechts und links vollkommen vom Entoblast. Der Entoblast schließt sich unter ihr zu einer zusammenhängenden Schicht, die das Epithel des bleibenden Darmes liefert und deshalb, wie bei Amphioxus, als Enteroderm bezeichnet wird (Fig. 50).

Während diese wichtigen Vorgänge, wie bei Amphioxus, in der vorderen Körperhälfte beginnen und nach hinten fortschreiten, liefert das die Vorderlippe des Blastoporus aufbauende Teloblastem Zuschuß zur Verlängerung der Chorda, zur Ergänzung des Mesoblasts, der Neuralplatte und des Darmes, also zum Längenwachstum des Embryonalkörpers.

### Die Chorda- und Mesoblastbildung bei dem Frosche

verläuft nach einem dritten Typus etwas anders als bei dem Molche.

Ein Querschnitt durch den Rumpfteil einer Froschgastrula mit noch offenem kreisförmigen Urmund, etwa von der Entwicklung von Fig. 45 *A*. zeigt in Fig. 52 den wohlbegrenzten, aus Deck- und Grundschicht bestehenden Ektoblast.

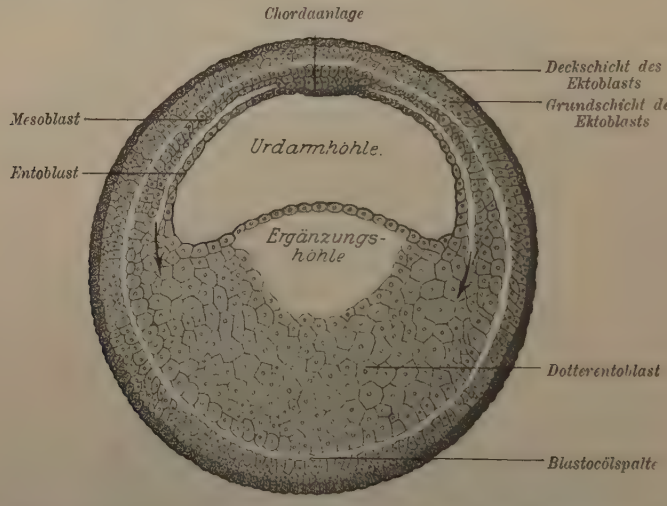



Fig. 52. Querschnitt durch einen Keimling von Rana fusca noch ohne Rückenrinne, etwas jünger als das Entwicklungsstadium Fig. 45 *A*.

Die Urdarmhöhle ist noch durch eine abgeflachte Zellschicht von der Ergänzungshöhle getrennt. Der Protentoblast des Urdarmdaches hat sich in zwei Schichten gespalten, die nur noch in der Achse des Embryo durch einen Zellenstrang, die Chordaanlage, zusammenhängen. Die äußere Schicht ist der aus einer doppelten Zellenlage gebildete Mesoblast, die innere, nach Abspaltung des Mesoblasts vom Protentoblast übrig gebliebene Schicht muß jetzt als Dotterentoblast bezeichnet werden.

Die Abspaltung des Mesoblasts vom Protentoblast beginnt an den Seitenteilen der Urdarm- oder später der Primitivdarmwand und schreitet von da zunächst nach oben und hinten, dann aber auch ventral (in der Richtung der Pfeile in Fig. 52) fort und trennt damit auch von dem Dotterentoblast Mesoblast ab. Nur in der Medianebene

bleiben Entoblast, Chordaanlage und Mesoblast zunächst noch im Zusammenhang.

Der vollkommen abgespaltene Mesoblast umhüllt schließlich, ohne wie bei Amphioxus und bei dem Molche ein ventrales Darmgekröse

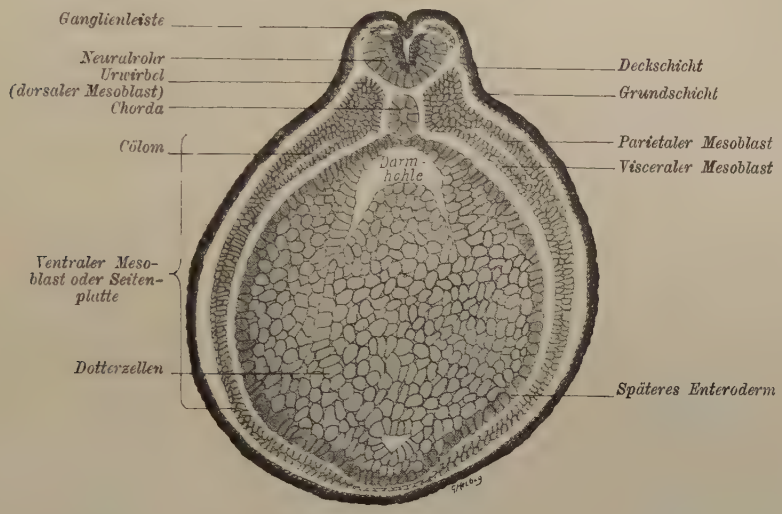



Fig. 53. Querschnitt durch einen Keimling von Rana fusca, der in seiner Entwicklung zwischen Fig. 45 *C* u. *D* steht. Die Neuralrinne ist im Schluß zum Neuralrohr begriffen.

zu bilden, eine Zellmasse, welche nach Durchbruch des Urdarmbodens die primitive Darmhöhle umscheidet. Sie besteht oben aus einer Zellenlage, dem Rest des Protentoblasts, unten aus dem Reste des schalen-

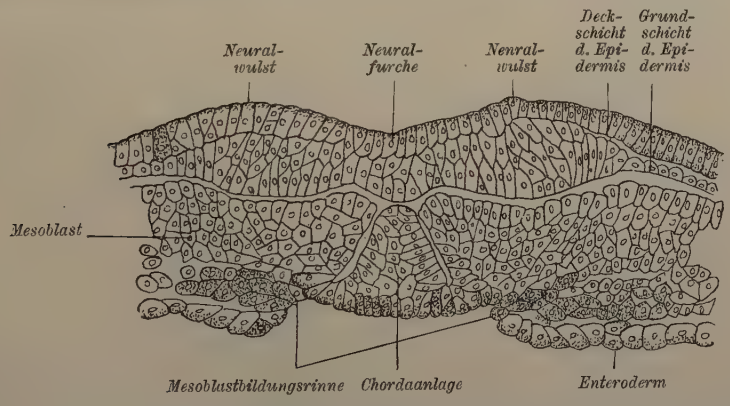



Fig. 54. Querschnitt durch einen Embryo von Rana fusca mit noch offener Neuralfurche (Zwischenstadium zwischen Fig. 45 *A* u. *B*), nach H. Ziegler.

artigen Dotterentoblasts. Beide zusammen sind nach Abgliederung der Chorda wieder als Epithel des Darmes oder Enteroderm zu bezeichnen (Fig. 52).

Im Hinterteil des Rumpfes bildet sich die Chordaanlage aus dem Teloblastem und bleibt noch einige Zeit mit dem Enteroderm in Zusammenhang, während ihre Flanken sich schon vom Mesoblast getrennt haben. Zu beiden Seiten unter der Chordaanlage hängt das Enteroderm mit dem Mesoblast zusammen, und eine seichte Längsrinne, die „parachordale Rinne" oder „Mesoblastbildungsrinne", erinnert möglicherweise an die letzte Spur der beim Triton noch erkennbaren Andeutung einer Enterocölomspalte in den seitlichen Urdarmdivertikeln (vgl. die Fig. 48, 50 A vom Wassermolch u. Fig. 54 vom Frosch).

Aber diese Rinne schwindet bald von vorn nach hinten, parallel der Abspaltung des Mesoblasts und der Chorda. In dem Urmundrande hängen dann wieder, wie beim Triton, alle drei Keimblätter zusammen.

Die Darmhöhle und die Cölomspalten öffnen sich im Urmunde, wie bei dem Molche, nach außen.

Das Cölom entsteht als sekundäre Spalte, als Schizocölom (σχίζω = spalten, trennen) in dem ursprünglich soliden Mesoblast.

Die Mesoblastbildung des Frosches zeigt also höchstens noch flüchtige und verwischte Anklänge an die Mesoblastbildung in Form von Ausstülpungen der Urdarmwand durch das Auftreten der parachordalen Rinne. Sie vollzieht sich in wesentlich abgekürzter Weise durch Abspaltung aus der Wand des primitiven Darmes.

Im Bereiche des unsegmentierten Kopfes wird der Kopfmesoblast und die Chorda aus dem Material der Ergänzungsplatte, ebenso wie der vorderste Darmabschnitt, in später näher zu erörternder Weise gebildet.

Der Rumpfmesoblast gliedert sich dann wieder in den dorsalen aus Urwirbeln bestehenden und ventralen, unsegmentierten Mesoblast (Fig. 53).

Das aus Dotterzellen bestehende Enteroderm dient mit Ausnahme seiner äußersten Zellschicht, welche zum Epithel des Darmes und seiner Anhangsdrüsen wird, zur Ernährung des Embryos.

**Die Entwicklung von After, Mund und Schwanz** (Fig. 55 und 56).

Nachdem sich der ringförmige Urmund des Frosches zu einem linearen Schlitz umgewandelt hat, verdicken sich seine seitlichen Lippen und vereinigen sich zu einem kurzen Streifen, dem Primitiv- oder Urmundstreifen. In seinem Bereiche hängen nun, wie Querschnitte lehren, alle drei Keimblätter zusammen. Der auf der Oberfläche des Urmundstreifens noch vorhandene rinnenförmige Rest des linearen Urmundes heißt Primitiv- oder Urmundrinne.

Vor und hinter dem Urmundstreifen besteht noch ein Rest der Urmundöffnung (Fig. 45 *B—D*.)

Die weitere Verwandlung dieser beiden Stadien in das Molch- und Froschei eine verschiedene.

Bei den Froscheiern wird der vor der Urmundlippe gelegene Urmundrand in den Boden der kleineren Hälfte des Medullarrohres einbezogen und verbindet dann schließlich hinter der Chorda die Urdarmwandung des Medullarrohres mit dem Darm (Fig. 57).

Der hinter der Urmundlippe gelegene Urmundrand schließt sich nach kurzem Bestand als „Verschluß" durch Verwachsung seiner Ränder. Er wird zum hinteren Ende des Embryo, und das Epidermisblatt tritt an dieser Stelle gabelförmig in die Verbindung mit dem Entodermrohr ein. Es bilden dann mit diesem die am vorderen Ende des Embryo noch offene Medullarrohrhöhle und die Urdarmhöhle

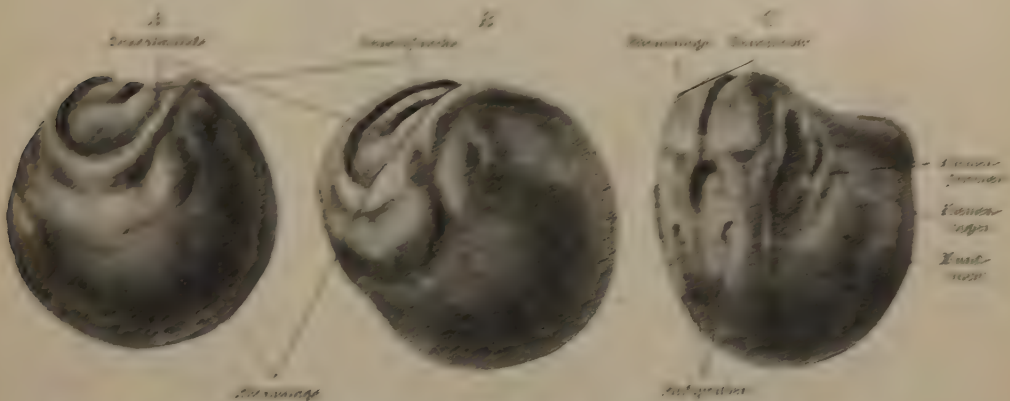



Fig. 56. Drei Entwicklungsstadien des Froschkeimes von der Rückenseite (nach der Natur) zur Demonstration der Urmundbildung. A = Fig. 45 B, B = Fig. 45 C, C = Fig. 45 D.

im Grunde der Afergrube verbunden. Der Darm erscheint jetzt als Afterdarmhöhle. Erst mit dem Durchbruch dieser Afermembran öffnet sich der Darm durch den Kanal nach außen (Fig. 58).

In ganz anderer Weise entsteht vor dem vorderen blinden Ende des Darmes eine kleine Zone der Anlage des neuen Mundabschnittes gelegene Verbindung der Medullarrohr (Fig. 56 und 57 B und C). Der Grund besteht aus einer Zellenschicht des Epidermisblattes und aus einer Entodermzellenlage. Diese Membran, die Rachenhaut (Fig. 58), schwindet etwas später als die Afermembran, und der Darm ist dann mit Mund und After angelegt.

Bei dem Molche dagegen verschließt der vordere Urmundrand sich nicht in seinem Verlaufe zur Afergrube hin. Außerdem ist die Urmundspaltanlage an dieser Seite nicht zu Rückenmark geworden. Es kann sich also auch kein Canalis neurentericus bilden. An seiner Stelle verläuft nur ein solider Zellenstrang zur Afergrube hin.

Canalis neurentericus von der Rückenmarksanlage zum Darm. Dieser Strang schwindet sehr bald wie der ganze vordere Urmundrest.

Der im hinteren Ende des Urmundstreifens gelegene Urmundrest, der „Vorafter", bleibt offen und wird bei den Molchen direkt ohne Ausbildung einer Aftermembran zum bleibenden After.

Nun verdickt sich die Vorderlippe des Urmundes, das Teloblastem, zur End- oder Schwanzknospe (Fig. 45 *E*, 56 *A*) und liefert das

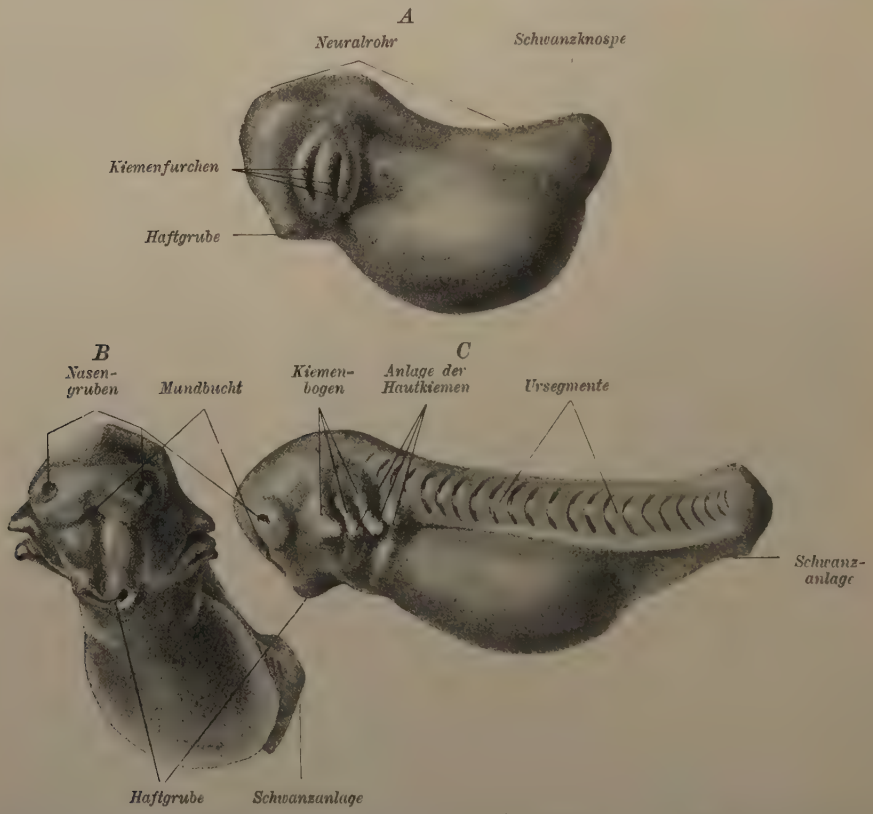



**Fig. 56 *A*, *B*, *C*. Drei Keimlinge des Frosches vor dem Ausschlüpfen (*A*) und während des Ausschlüpfens aus den Fruchthüllen. *A* von der Seite, *B* von vorn, *C* von der Seite, nach den Modellen von F. Ziegler.**

Zellmaterial für das hintere Körperende und den auswachsenden Ruderschwanz mit allen seinen Bestandteilen (Chorda, Neuralrohr, Urwirbel, Haut usw., Fig. 56 *C*), unter dessen Wurzel die Aftermündung zu liegen kommt.

Mit der Verlängerung der Schwanzanlage wird auch das hinter dem After gelegene Ende des Darmes als postanaler oder Schwanzdarm in den Schwanz einbezogen.

Es hängen dann bei Fröschen und Kröten im Ende der Schwanzanlage Neuralrohr und Schwanzdarm noch einige Zeit durch den Canalis

neurentericus zusammen (Fig. 58). Der Canalis neurentericus und der nach hinten blind geschlossene Schwanzdarm schwinden. Unter der Chorda löst sich in der Folge noch ein dünner medianer Zellstrang vom Dache des Darmes als Subchorda ab. Sie wird bei höheren Vertebraten nur noch rudimentär angelegt und soll in dem ventralen Bandapparat der Wirbelsäule aufgehen.

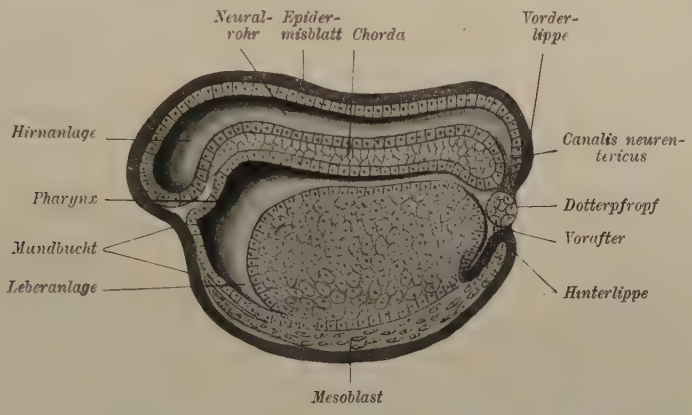



Fig. 57. Medianschnitt durch einen Froschkeimling des Stadiums Fig. 45 *D*. Modell von F. Ziegler.

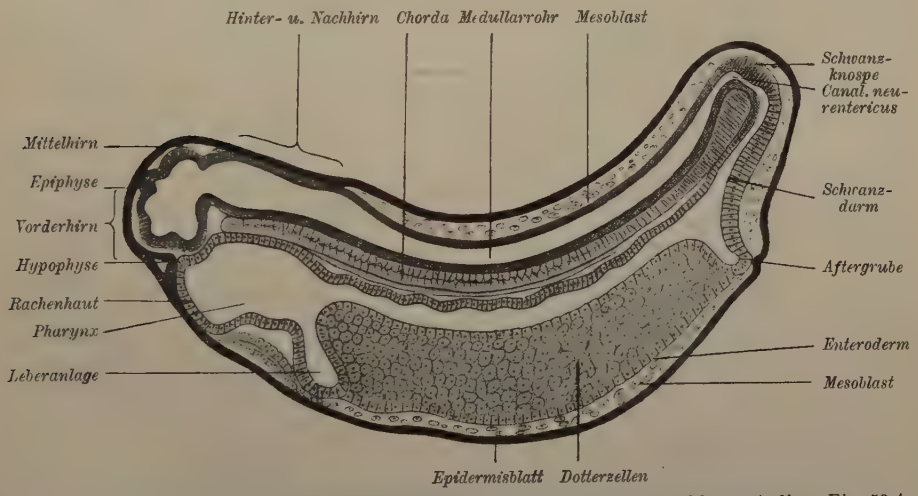



Fig. 58. Medianschnitt durch einen Krötenkeimling, etwa von dem Entwicklungsstadium Fig. 56 *A*. nach A. Götte.

## 3. Die Gastrulation und Keimblattbildung der Amnioten.

Die Gastrulation der Amnioten ist rudimentär geworden und bei manchen Arten fast bis zur Unkenntlichkeit reduziert. Ihre Reste sind nur durch den Vergleich mit der Gastrulation der Anamnier verständlich. Außerdem ist die bei der

Gastrulation des Frosches beschriebene Scheidung des bei Amphioxus und bei dem Molche noch einheitlichen Entoblasts in den Protentoblast (Wand des Urdarmes) und in den die Ergänzungshöhle umschließenden Dotterentoblast durch die verspätete Anlage des Protentoblasts noch auffälliger geworden.

Bei dem Frosche bildete sich zuerst der Protentoblast und gleich darauf die Dotterentoblastwand der Ergänzungshöhle (siehe die Fig. 46 *A*, *B*, *C*, *D*). Bei den Amnioten dagegen wird zuerst der die Ergänzungshöhle umschließende Dotterentoblast gebildet. Viel später, erst nach Anlage des Embryonalschildes, bildet sich die Einstülpung des Urdarmes und damit der Protentoblast (Heterochronie, ἕτερος = verschieden, χρόνος = Zeit = zeitliche Verschiebung in gleichwertigen Entwicklungsvorgängen).

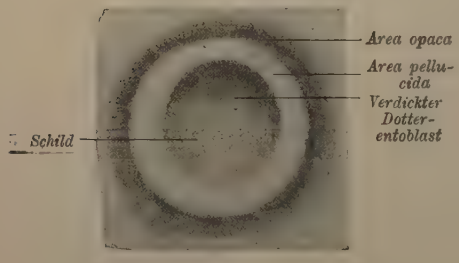



Fig. 59.

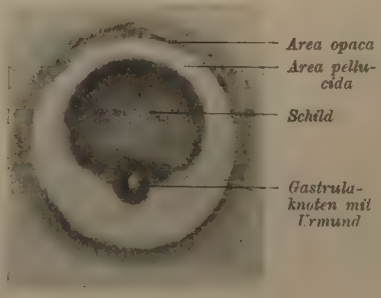



Fig. 60.

**Fig. 59. Flächenbild der Keimhaut einer Dohle mit zentraler durch die Zylinderform der Ektoblastzellen bedingter kreisförmiger Trübung, der Anlage des Embryonalschildes. Die mondsichelförmige dunkle Stelle vorn in der Schildanlage ist durch den in dieser Gegend verdickten Dotterentoblast, die Ergänzungsplatte, bedingt.**

**Fig. 60. Flächenbild einer etwas älteren Keimhaut der Dohle mit Schild, Gastrulaknoten und Gastrulagrube.**

**Beide Abbildungen nach gefärbten durchsichtigen Präparaten gezeichnet. Vergr. 10 : 1.**

Aber hier bei den Amnioten wie dort bei den Amphibien kommuniziert nachträglich die Urdarmhöhle mit der Ergänzungshöhle und bildet so die primitive Darmhöhle (Fig. 72 *A* und *B*).

Diese zeitliche Differenz in der Anlage des Protentoblasts und Dotterentoblasts hat manche Autoren veranlaßt, die Gastrulation der Amnioten in zwei Phasen zu beschreiben. Die erste Phase liefert den Dotterentoblast, die zweite den Protentoblast.

Am wenigsten reduziert ist der Gastrulationsvorgang noch bei den Reptilien. Ohne seine Kenntnis bleibt die Gastrulation der Vögel und Säugetiere ganz unverständlich.

Wir erinnern uns, daß die durch partielle Furchung gelieferte Keimhaut oder das Blastoderm der Sauropsiden (der Reptilien und

der Vögel) aus einer oberen epithelialen Zellschicht, dem Ektoblast, und einer unteren Lage größerer dotterreicherer Zellen, dem Dotterentoblast, besteht (siehe Fig. 27 *A* und *B*, 61).

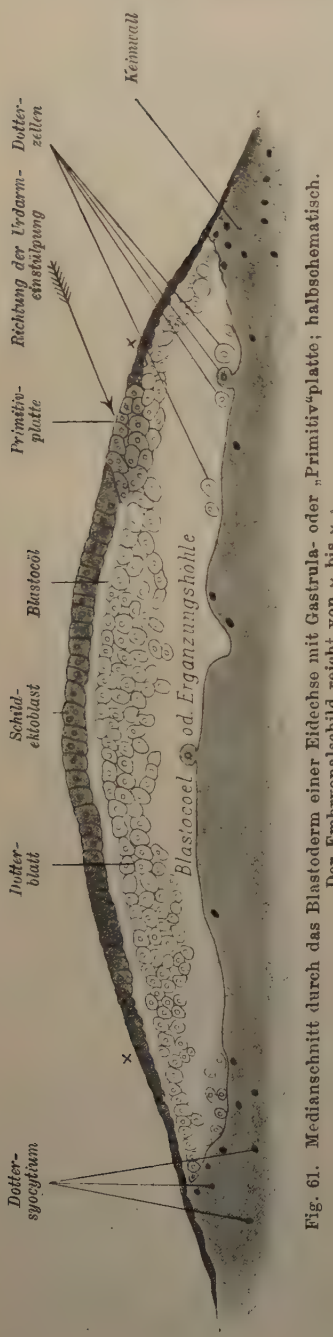



Fig. 61. Medianschnitt durch das Blastoderm einer Eidechse mit Gastrula- oder „Primitivplatte; halbschematisch. Der Embryonalschild reicht von × bis ×.

Der Dotterentoblast entspricht der Gesamtheit der Dotterzellen in der Amphibienblastula, ist aber bei den Sauropsiden flächenhaft auf dem kugelförmigen Dotterklumpen ausgebreitet und umwächst diesen erst allmählich (vgl. die Fig. 27 und 64 *A*). Gleichzeitig nehmen die Zellen des Dotterentoblasts Dotterelemente in sich auf, verarbeiten sie und funktionieren nun wie Makromeren.

Sehr bald nach der Bildung der Keimhaut und nach deren Scheidung in Ektoblast und Dotterentoblast nehmen die Ektoblastzellen in einem bestimmten zentral gelegenen Gebiete des hellen Fruchthofes die Gestalt schlanker Prismen an. Die ausgeschnittene Keimhaut zeigt deshalb bei

Fig. 62. Flächenbild des Embryonalschildes einer Eidechse mit Urmundeinstülpung nach Peter.

Flächenbetrachtung im durchfallenden Lichte eine dunklere, undurchsichtige Stelle von rundlicher, später ovaler Form, die erste Anlage des Embryonalleibes, den Embryonalschild oder kurzweg den Schild (Fig. 59, 60 und 62).

Da die Urmundbildung auch zur Bildung des Afters führt und dieser im Embryonal-

gebiet liegt, kann auch der Urmund nur im Embryonalschild liegen. Da dieser aber verhältnismäßig spät in einem kleinen Bezirk des animalen Poles auftritt, kann auch die Gastrulation nur verzögert und aus der Äquatorialgegend gegen den animalen Pol zu verschoben eintreten.

In den Reptilienschilden hängen am hinteren Schildende Ektoblast und Dotterentoblast im Bereiche einer kleinen Stelle, der Urmund- oder Primitivplatte (Fig. 61), zusammen. Diese Platte verdickt

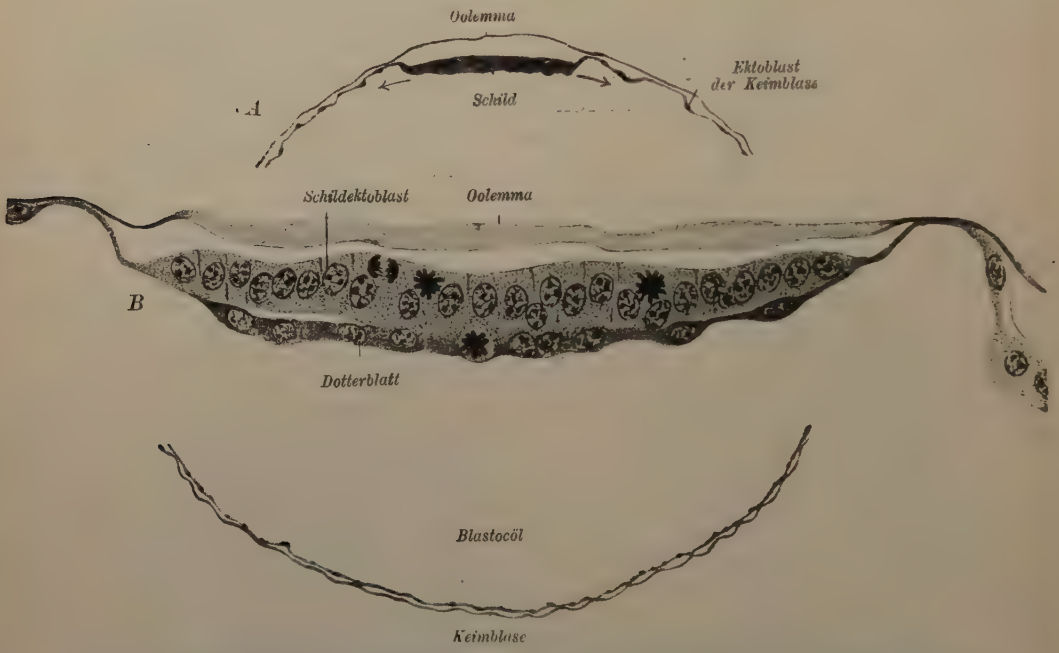



**Fig. 63. Medianschnitt durch den Embryonalschild und die Keimblase des Hundes, (*A*) bei schwacher, (*B*) bei starker Vergrößerung.**

sich rasch zum Gastrulaknoten, und auf ihm markiert eine kleine Grube, die Urmund- oder Gastrulagrube, die beginnende Urdarmeinstülpung (Fig. 62).

Im Embryonalschilde der Vögel ist eine Gastrulaplatte, in deren Bereich Ektoblast und Dotterentoblast zusammenhängen, ebensowenig nachgewiesen wie bei den Säugetieren.

Der Embryonalschild entsteht bei den Säugetieren folgendermaßen. Die kleinen, etwa ½—1 mm großen Säugetierkeime bilden sich im Uterus unter Ansammlung von Flüssigkeit in ihrem Innern zu den Keimblasen oder den Vesiculae blastodermicae um. Diese bestehen aus einer einschichtigen Wand kubischer oder platter Zellen,

denen am animalen Pole ein kugeliger Blastomerenhaufen, der „Furchungskugelrest“ oder Embryonalknoten, anliegt (Fig. 31 *C*). Er enthält das Zellmaterial für alle drei embryonalen Keimblätter.

Die Wand der Keimblase hat man mit Rücksicht darauf, daß sie das vom Uterus gebotene Nährmaterial an Stelle des fehlenden Dotters verarbeitet, als Trophoblast (*τροφή* = Nahrung und *βλαστός* = Keim, Keimschicht) bezeichnet. Der Teil des Trophoblasts, welcher den Embryonalknoten äußerlich überkleidet, heißt Deckschicht.

Der Embryonalknoten bildet sich bei den verschiedenen Tierarten auf etwas verschiedene Weise in den Embryonalschild um. Entweder (Raubtiere [Fig. 63] und Kaninchen) flacht er sich

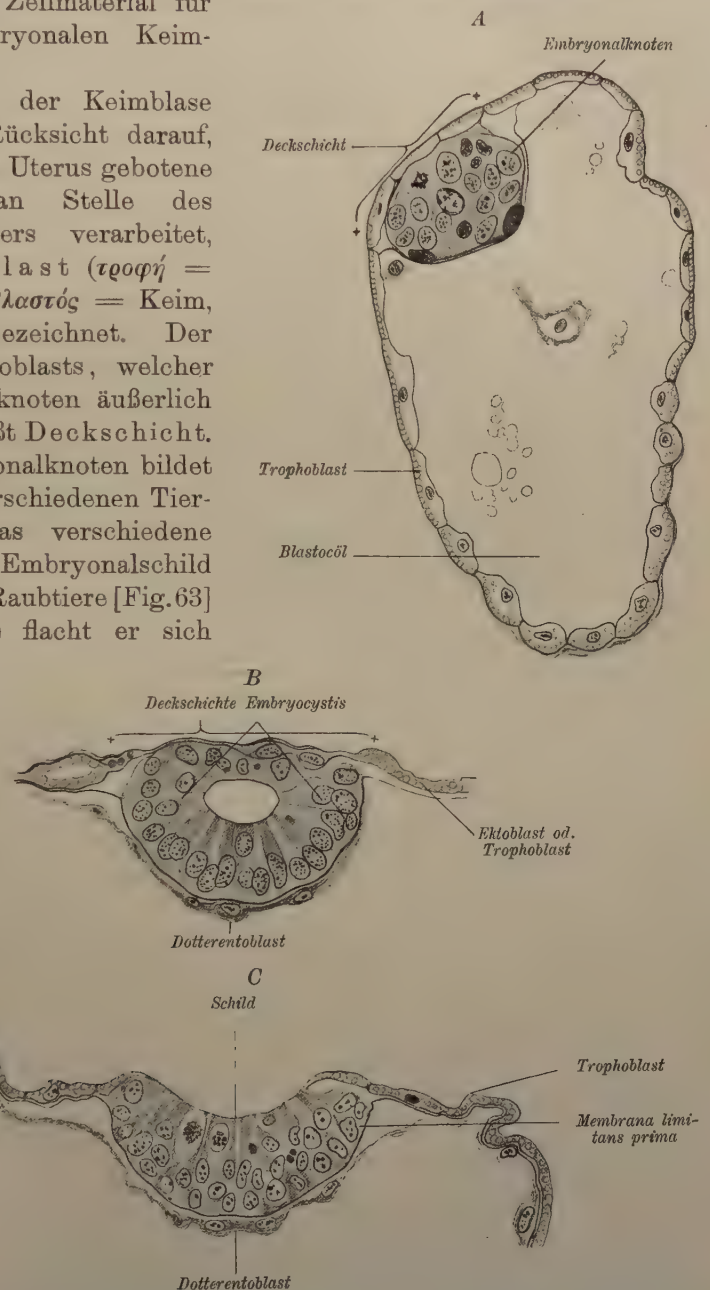



**Fig. 64 *A*, *B*, *C*. Drei Schnittbilder durch Keimblasen des Rehes, die Umbildung des Embryonalknotens zur Embryocystis und zu dem Embryonalschild zeigend, nach Keibel. Der Schnitt *A* geht durch die ganze Keimblase, die Schnitte *B* und *C* enthalten nur den Keimpol der Keimblase mit der Embryocystis, dem Schild und einen Teil der angrenzenden Keimblasenwand.**

unter Schwund der Deckschicht zum anfänglich recht kleinen Schilde ab, oder es entsteht (wie z. B. beim Reh, Fig. 64), in dem ursprünglich soliden Embryonalknoten durch Auseinanderweichen seiner Zellen eine zentrale Höhle. In diesem Falle wird der Embryonalknoten zu einer dickwandigen, von schlanken Epithelzellen begrenzten kleinen Blase, zur Embryoblase oder Embryocystis. Ihr Dach öffnet sich durch Auseinanderweichen (und teilweisen Zerfall?) der Zellen der Blasenwand und der Deckschicht. Der Rand des dadurch entstandenen napfförmigen Restes der Embryocystis verbindet sich mit dem Trophoblast, verflacht sich und nimmt durch rege Zellvermehrung an Umfang und Dicke zu. Er liegt dann vorübergehend in der Ebene des Trophoblasts (Fig. 64 *A*, *B*, *C*), überragt ihn aber bald und wölbt sich später als Embryonalschild uhrglasartig konvex über dessen Fläche empor (Fig. 66 und Fig. 67), (Reh, Schaf, Schwein).

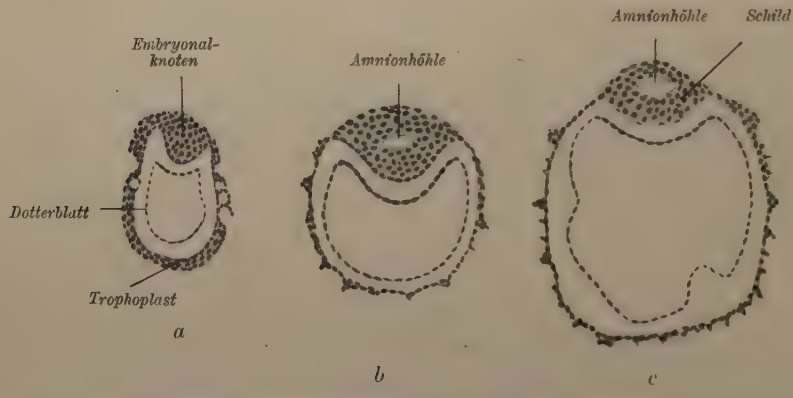



Fig. 65. Bildung des Embryonalschildes und Trophoblasts, des Dotterblattes und Amnions beim Igel. Nach Hubrecht.

Die anfänglich unter der Deckschicht gelegene Anlage des Schildes (Fig. 64) wird also nach Schwund der Deckschicht in die Keimblasenwand (Fig. 63 und 64) einbezogen.

Auch beim (Fig. 65) Igel und der Fledermaus Fig. 141) entsteht in dem Embryonalknoten eine Höhle. Ihr Dach bleibt aber bestehen und wird zum Amnion (siehe dieses), während sich ihr Boden zum Embryonalschild umwandelt.

Nach einem wieder anderen Typus (z. B. bei Eichhörnchen Meerschweinchen, Maus, Ratte) stülpt sich der wie beim Igel und der Fledermaus entstandene Schild mit dem Amnion tief in das Innere der Keimblase hinein, während die Einstülpungsöffnung nachträglich durch eine Wucherung des Trophoblasts geschlossen wird (Inversionstypus oder Schildbildung durch Entypie; *ἐντυπόω*-eindrücken, Fig. 142).

Noch während die Embryonalanlage Knoten- oder Schalenform besitzt (Igel, Schaf, Reh, Schwein), oder erst im Stadium der Schildanlage (Kaninchen) sondert sich deren unterste flache Zellschicht als Dotterentoblast (Fig. 63 u. 64 *B*) und wächst an der Innenfläche des Trophoblasts bis zum Gegenpol der kleinen Keimblase weiter. So wird die ursprünglich nur aus einer Trophoblastzellenschicht bestehende **Keimblasenwand doppelschichtig.**

Die Säugetierkeimblase besteht dann, abgesehen von dem noch vorhandenen oder schon aufgelösten Oolemma,

1. aus dem Schildektoblast oder embryonalen Ektoblast. Auf seiner Oberfläche können sich bei manchen Tieren noch Reste der Deckschicht kürzere oder längere Zeit vorfinden. Der Rand des Schildektoblasts hängt peripher mit dem Keimblasenektoblast oder Trophoblast zusammen:
2. aus der inneren Schicht der Keimblase, dem Dotterentoblast oder Dotterblatt.

Wie die Art der Dotterblatt-, Embryonalknoten- und Schildbildung von der Schildbildung bei den Reptilien ableitbar ist, kann gegenwärtig noch nicht mit Sicherheit angegeben werden.

Nach unserem gegenwärtigen Wissen darf das von den Raubtieren und dem Kaninchen geschilderte Verhalten als das primäre betrachtet werden, von welchem die übrigen Typen wahrscheinlich infolge der Verkleinerung der Keimblasen durch Dotterverlust oder wie bei der Inversion infolge des beschränkten im Uterus zur Verfügung stehenden Raumes ableitbar sind.

Durch den allmählich in der Säugetierreihe abnehmenden Dottergehalt sind die ursprünglich sehr dotterreichen Eizellen (Echidna, Schnabeltier) der Säuger immer dotterärmer, immer kleiner und endlich wieder holoblastisch geworden. Mit dem Fehlen des Dotters fällt auch die Nachfurchung weg, und die von der Unterfläche des Embryonalknotens abgegliederte Zellschicht braucht keine große Dotterkugel mehr zu umwachsen (Fig. 66 *A*), sondern kann sich bei kleinen Keimblasen sehr früh am Gegenpol schließen (Fig. 66 *B*) oder entsteht von vorneherein als kleine geschlossene Blase. Das Blastocöl enthält dann an Stelle des Dotters eine eiweißreiche, von außen aus der Uterushöhle aufgenommene Nährflüssigkeit. Aber ein Vergleich der beiden Schemata in Figur 66 sowie der Funktion und weiteren Gliederung der inneren Keimschicht bei den Amnioten ergibt die Berechtigung, diese Schichte auch bei den Säugern trotz des fehlenden Dotters als „Dotter"entoblast zu bezeichnen. Über die Berechtigung der Bezeichnung Trophoblast siehe unter Placenta.

Wie früher der Embryonalknoten, so ist nun der Embryonalschild an der Keimblase leicht zu erkennen.

Noch in dem rundlichen oder eben ovale Form annehmenden Schilde tritt entweder zentral (z. B. beim Schafe, Fig. 67), oder etwas exzentrisch oder randständig nach hinten (z. B. beim Kaninchen) eine rundliche, bald aber kaudalwärts auswachsende Trübung auf. Sie wird bedingt ähnlich wie bei den Sauropsiden durch Verdickung des Ektoblasts zu dem Primitiv- oder Gastrulaknoten. An ihm kann man eine kleine Einbuchtung, die Urmundgrube, finden (Schaf, Hund). Dieselbe fehlt aber auch in vielen Fällen zunächst

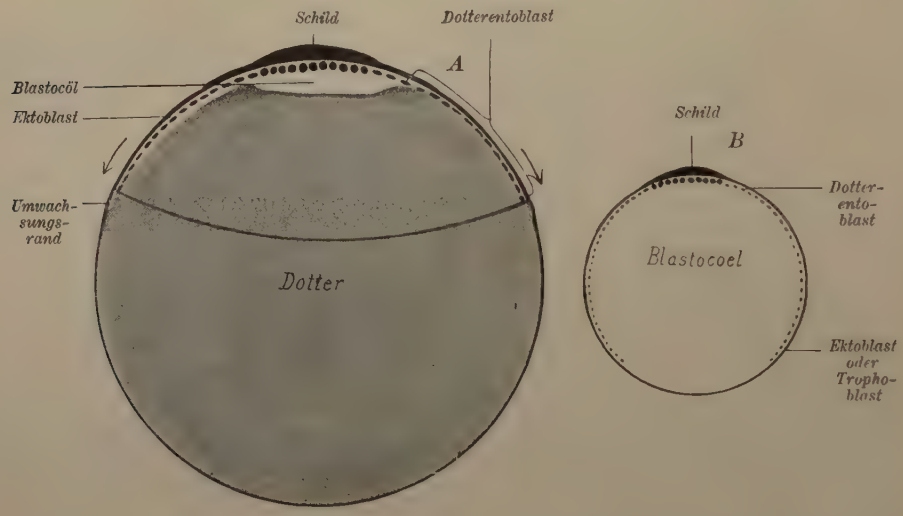



**Fig. 66.** *A* **Schematischer Medianschnitt durch die bis zu den Pfeilen reichende kalottenartig dem großen Dotter aufsitzende Keimhaut eines Sauropsiden oder eines eierlegenden Säugetiers (Monotremen).** *B* **Ein ebensolcher Schnitt durch die kleine dotterlose Keimblase eines viviparen Säugetieres.**

noch und tritt erst später auf. Die Unterfläche des Gastrulaknotens (Hensenscher Knoten der Autoren) verwächst sehr bald mit der Oberfläche des Dotterentoblasts.

Auf der Grundlage der geschilderten Entwicklungsstadien von Reptilien, Vögeln und Säugetieren können wir nun den weiteren Verlauf der Gastrulation bei allen drei Gruppen zusammenfassend schildern.

Die Gestalt der Urmundgrube ist bei den Reptilien eine sehr wechselnde. Meist geht sie aus der ursprünglichen Kraterform (Fig. 62) in die einer quergestellten oder hufeisenförmigen Spalte über, die sich bald durch eine deutliche dorsale oder Vorderlippe und ventrale oder Hinterlippe begrenzt (Fig. 68).

Nun vertieft sich der Urmund und stülpt sich entweder zu einem

flachen taschenartigen oder auch röhrenförmigen Urdarm ein. Seine aus Protentoblast bestehende epitheliale Wand hängt mit den Urmundlippen zusammen. Die untere Wand des zwischen Schildektoblast und Dotterentoblast nach vorn wachsenden Urdarmes verbindet sich dann, ohne den vorderen Schildrand zu erreichen, in ganzer Ausdehnung mit dem Dotterblatt. Der vordere Rand des Urdarmes verschmilzt mit der „Ergänzungsplatte“ (Fig. 69, *1*, *2* und *3*).

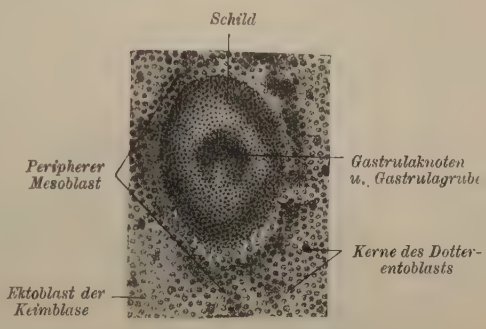



Fig. 67. Flächenbild eines Embryonalschildes vom Schafe mit Gastrulaknoten und Gastrulagrube. Vergr. 34:1. Nach dem gefärbten Präparate im durchfallenden Licht gezeichnet.

Die Ergänzungsplatte (Protochordalplatte interepitheliale Zellmasse, Entodermknoten der Autoren) ist ein schon bei den Amphibien angedeuteter, bei allen Amnioten sehr früh auffallender, verdickter, unter dem Kopfende des Schildes gelegener Teil des Dotterentoblasts. Sie bedingt die schon in Figur 60 auffallende Trübung im hellen Fruchthof, ist bei den Sauropsiden

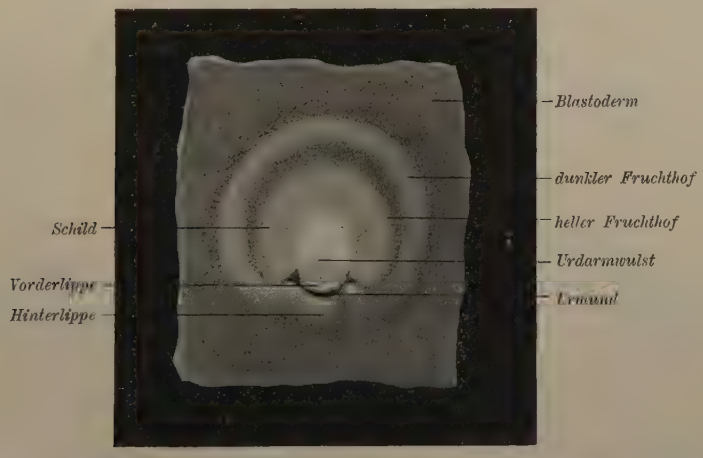



Fig. 68. Flächenbild des Embryonalschildes einer Schildkröte (Emys taurica) mit hufeisenförmigem Urmund. Als ungefärbtes Präparat in auffallendem Lichte auf dunklem Grunde gezeichnet. Vergr. 10:1. (Nach einem Präparat von Mehnert.)

wohl entwickelt, bei Säugetieren aber sehr reduziert, oft nur spurweise angedeutet und deshalb bei ihnen meist übersehen oder in ihrer Bedeutung nicht genügend gewürdigt worden.

Ich bezeichne diesen verdickten Teil des Dotterentoblastes vor

dem vorderen Urdarmende als „Ergänzungsplatte“, weil aus ihm, wie sich später zeigen wird, hervorgeht:

1. der Mesoblast im Bereiche des späteren Vorderkopfes (Kopfmesoblast);
2. das vorderste Stück der Chorda dorsalis (Kopfchorda).

Beide dienen somit zur Ergänzung des Rumpfmesoblasts und der Rumpfchorda;

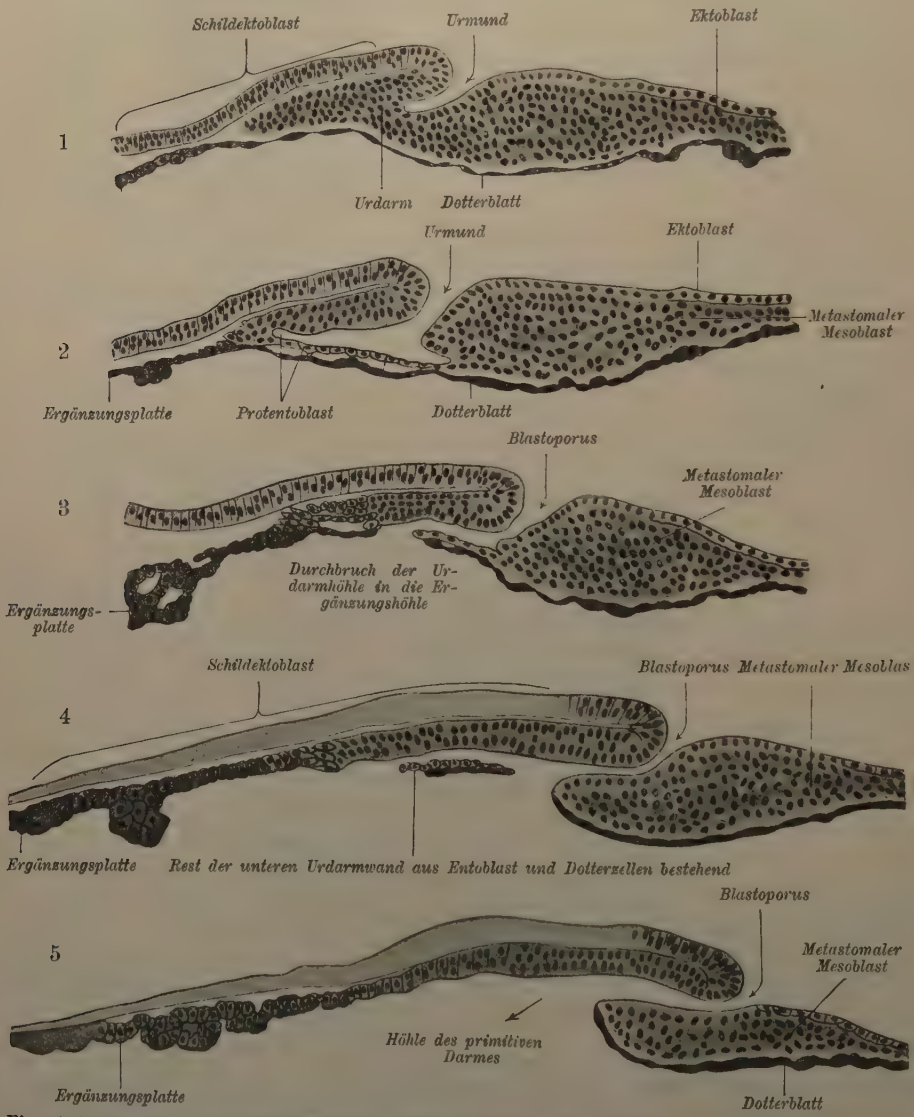



Fig. 69 1, 2, 3, 4, 5. Fünf Medianschnitte durch den Schild einer Eidechse in verschiedenen Stadien der Gastrulation und der ventralen Eröffnung des Urdarmes, nach Wenckebach, aber mit etwas anderer Bezeichnung. Nach ventraler Eröffnung des Urdarmes führt der Blastoporus in den primitiven Darm.

3. liefert die Ergänzungsplatte die Wand der aus ihr entstehenden Kopfhöhlen und damit eine Ergänzung der späteren Darmhöhle;
4. endlich bildet sich aus dem vordersten Teil der Ergänzungsplatte das innere Blatt der primitiven Rachenhaut an der Stelle des späteren Mundes. —

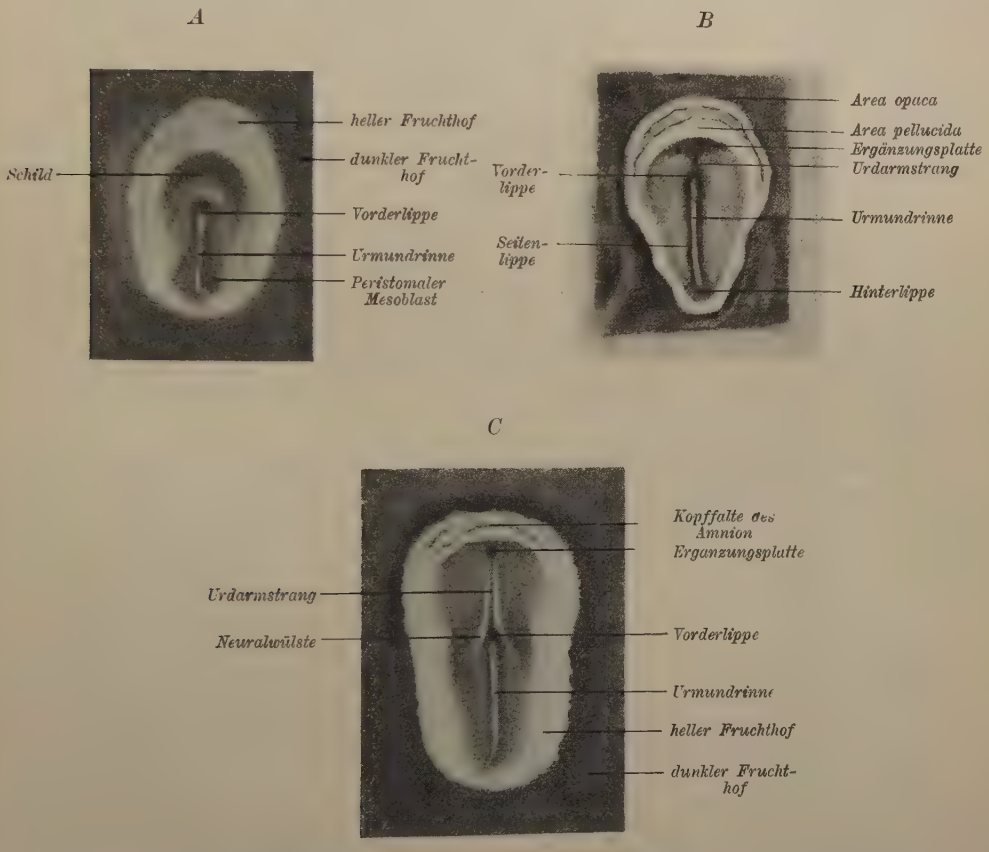



Fig. 70 *A*, *B*, *C*. Embryonalschilde vom Hühnchen, nach durchsichtigen Präparaten im durchfallenden Licht gezeichnet. Vergr. etwa 10:1.

Die konvexe Urdarmwand wölbt, namentlich in Querschnitten deutlich, den Schildektoblast und Dotterentoblast in Gestalt des dorsalen und ventralen Urdarmwulstes vor (Fig. 68 und 73 $S_2$).

Ist der Urdarm schon bei gewissen Reptilien zu einem engen Rohre reduziert (z. B. bei der Eidechse), so nimmt seine Reduktion bei Vögeln und Säugern derart zu, daß er vielfach nur noch als solider Strang, als Urdarmstrang (Kopffortsatz, Chordaanlage der Autoren (Fig. 70 u. 71), angelegt wird. Stets senkt sich in dessen Basis hinter der Vorderlippe des Urmundes eine deutliche Grube ein (Fig. 71);

Fig. 71. Medianschnitt durch den Schild eines Hühnchens von der Entwicklungsstufe wie Fig. 65. Vergr. etwa 70:1.

vielfach erhält er auch durch Auseinanderweichen seiner axialen Zellen eine enge Lichtung (Wasservögel, Fledermaus, Maulwurf, Meerschweinchen, Schaf, Mensch). Kommuniziert die Grube mit der axialen Lichtung, so besteht ein typischer Urdarm, der sich ventral eröffnet (Fig. 69 und 72 *B*).

Das in diesem Stadium bestehende Urdarmrudiment darf nicht, wie vielfach üblich, als „Chordakanal" bezeichnet werden. Auch die neuerdings gebrauchte Bezeichnung „Mesodermsäckchen" für den noch mit einer mehr oder weniger deutlichen Lichtung versehenen Urdarmstrang lehne ich ab. Nennt man bei den niederen Wirbeltieren und den Reptilien die wohl entwickelte Gastrulaeinstülpung Urdarm, so muß man auch die rudimentäre Einstülpung der höheren Tiere und des Menschen ebenso und nicht mit einem neuen Namen bezeichnen. Denn hier wie dort ist diese Einstülpung durch den hinter ihr gelegenen Urmund zugänglich. Hier wie dort liefern die Seitenwände der Einstülpung Mesoblast, und deren Dach die Chorda. Homologe Organe bezeichnet man aber auch mit gleichen Namen, ob sie groß oder klein, wohl entwickelt oder rudimentär sind.

Der Umstand, daß die Urdarmwand parallel der Reduktion des Urdarmes immer weniger Anteil an der Bildung der Wand des bleibenden Darmes nimmt, darf ebensowenig gegen die Bezeichnung „Urdarm" und zugunsten der Bezeichnungen „Kopffortsatz", „Chordakanal" oder „Mesodermsäckchen" geltend gemacht werden. Schon beim Frosch wird der größte Teil des Dauerdarmes durch den Dotterentoblast geliefert. Parallel dem Rudimentärwerden des Urdames bei den höheren Wirbeltieren übernimmt der Dotterentoblast allmählich ganz die Bildung der epithelialen Darmwand, genau so wie z. B. an Stelle der Vorniere bei den höheren Wirbeltieren allmählich die Ur- und Nachniere tritt. Ohne eine solche Reduktion alter Organe und ihren Ersatz durch allmählich sich immer weiter entwickelnde neue ist ja überhaupt keine derartige Umbildung der Systeme und des Organismus denkbar, wie wir sie in der Tierwelt doch tatsächlich in weiter Verbreitung und in sehr lehrreicher Weise sehen.

Das Dach des Urdarmes bleibt, bis auf den Zusammenhang mit der Vorderlippe des Urmundes, stets vom Schildektoblast getrennt. Die ventrale Urdarmwand verwächst mit dem Dotterblatt. Die aus dem Protentoblast und dem die Ergänzungshöhle deckenden Dotterentoblast bestehende Wand zwischen Urdarm- und Ergänzungshöhle reißt schließlich an einer oder mehreren Stellen ein (Fig. 69, *2*, *3* und *4*). Nun kommuniziert die

Urdarmhöhle, wie beim Frosche, mit der Ergänzungshöhle. Das heißt, es ist die primitive Darmhöhle gebildet worden, die nun durch den Urmund oder, wie er jetzt besser heißt, den Blastoporus oder die Keimpforte (*βλαστός* = Keim, *πόρος* = Öffnung) von außen zugänglich ist (Fig. 69, *4* u. *5*, 72).

Bei manchen Säugetieren kommt es nur zu einer ganz vorübergehenden oder zu gar keiner Blastoporusbildung mehr, bei anderen, und namentlich bei dem Menschen, wird dagegen ein sehr deutlicher Blastoporus gebildet.

Diese Öffnung wird vielfach unrichtigerweise schon jetzt als neurenterischer Kanal bezeichnet. Von einem „neurenterischen" Kanal kann man aber nur dann sprechen, wenn der erhalten gebliebene Urmund und Urdarmrest den Boden des Neuralrohrs mit dem Darme verbindet.

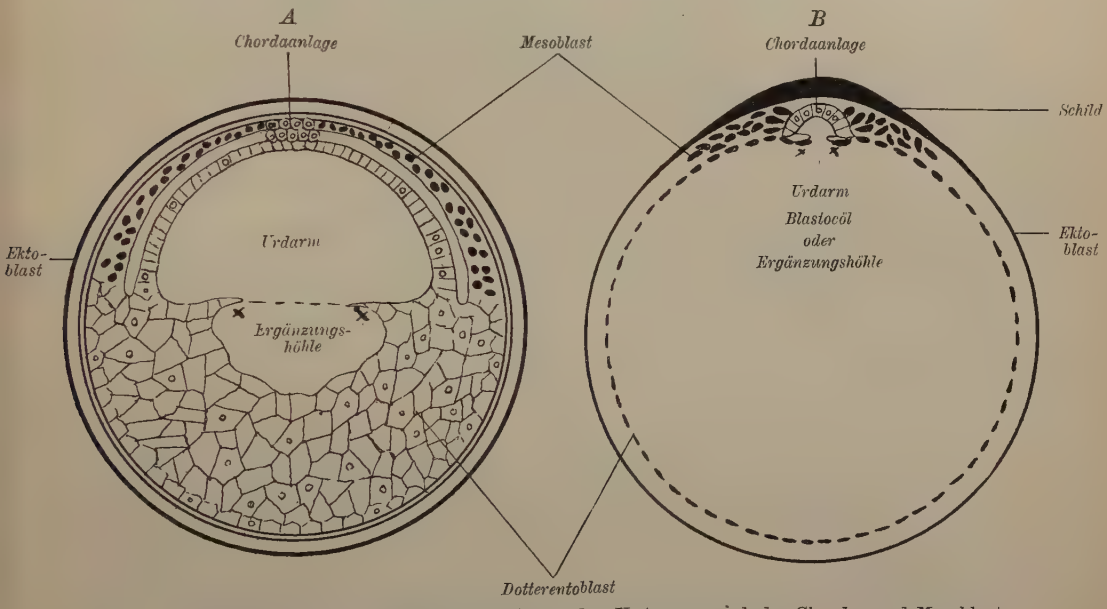



Fig. 72. Zwei Schemata der ventralen Eröffnung des Urdarmes und der Chorda- und Mesoblastbildung *A* bei Frosch, *B* bei Amnioten.

Diese Stadien entsprechen, wie Längs- und Querschnitte beweisen, vollkommen den gleichen Entwicklungsstadien des Frosches, die zur Bildung des primitiven Darmes führen (siehe die Fig. 46). Hier wie dort wird der größte Teil der Wand des primitiven Darmes durch den Dotterentoblast gebildet (Fig. 72), während die Beteiligung des Protentoblasts an der Begrenzung der primitiven Darmhöhle parallel der Rückbildung des Urdarmes immer geringer wird. Aber hier wie dort vereinigen sich Protentoblast und Dotterblatt zur einheitlichen Begrenzung des primitiven Darmes. Der rinnenförmige Urdarmrest, die Urdarmrinne, ver-

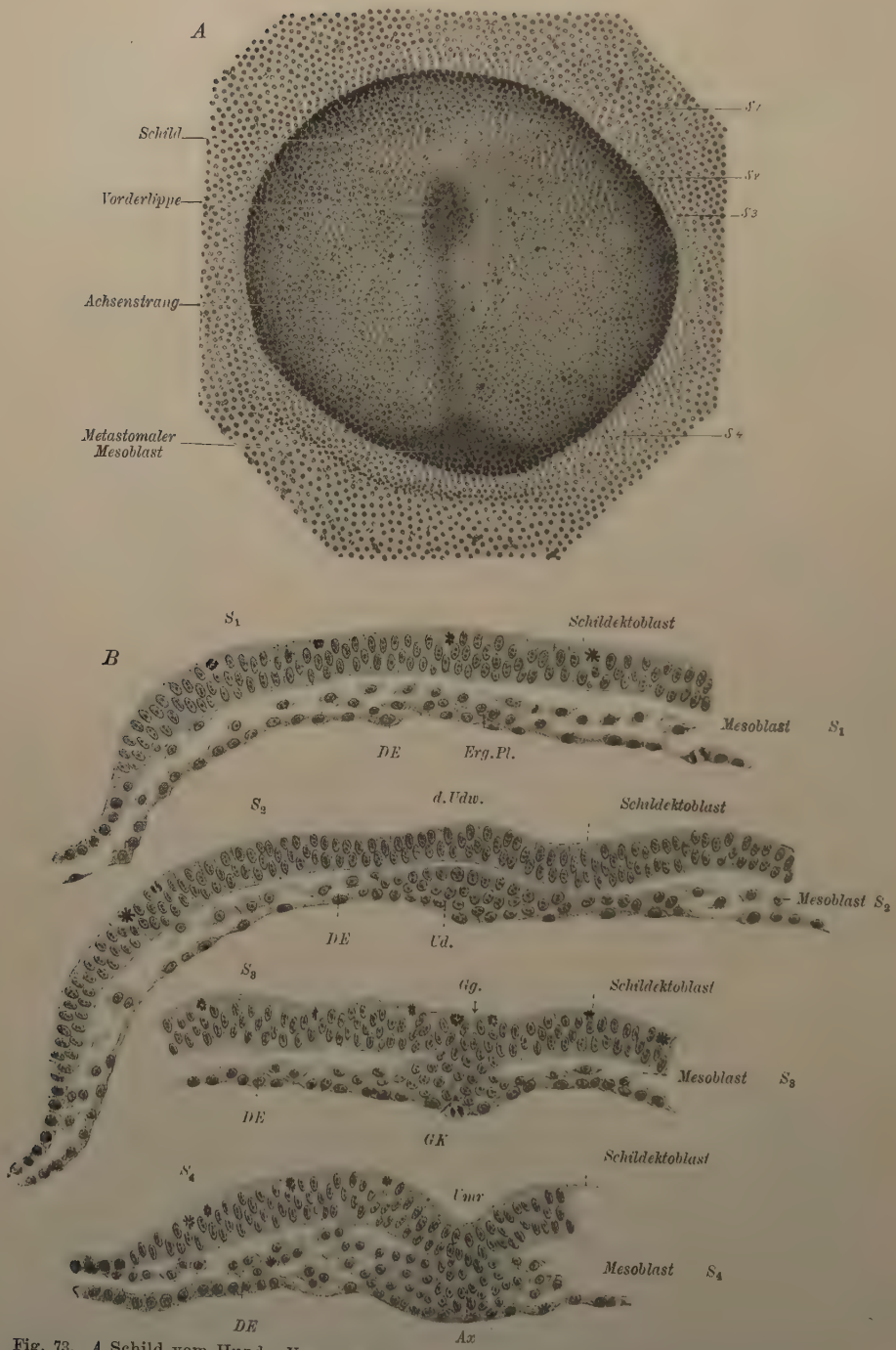



Fig. 73. *A* Schild vom Hunde, Vergr. etwa 60:1, *B* Querschnittserie dazu, deren Lage rechts in die Fig. *A* eingetragen ist. *DE* = Dotterentoblast; *Erg.Pl.* = Ergänzungsplatte; *dUdw.* = dorsaler Urdarmwulst; *Ud* = Urdarmstrang; *Gg* = Gastrulagrube; *GK* = Gastrulaknoten; *Umr* = Urmundrinne; *Ax* = Achsenstrang. Vergr. etwa 200:1.

wächst mit seinen Rändern mit dem Dotterentoblast und bildet so gleichsam den Schlußstein des primitiven Darmes (Fig. 72 *B*).

Gleichzeitig vollziehen sich auch am Urmund Umbildungen, die zur Blastoporus- und „Primitivrinnenbildung" der Vögel und Säuger hinüberleiten.

Schon bei dem Frosch wurde (Fig. 45 *B* und *C*) der Urmund vor seinem Verschluß linear verlängert. Dasselbe geschieht in gesteigertem Grade mit dem Urmunde mancher Reptilien und noch mehr bei Vögeln und Säugetieren.

Die hufeisenförmig den Urmund umfassenden Schenkel der Vorderlippe verlängern sich nach hinten und nähern sich medianwärts einander immer mehr und mehr. So entsteht eine allmählich sich nach hinten verlängernde Rinne, die Urmundrinne. Sie wird rechts und links von den seitlichen Urmundlippen begrenzt (Fig. 70 u. 76).

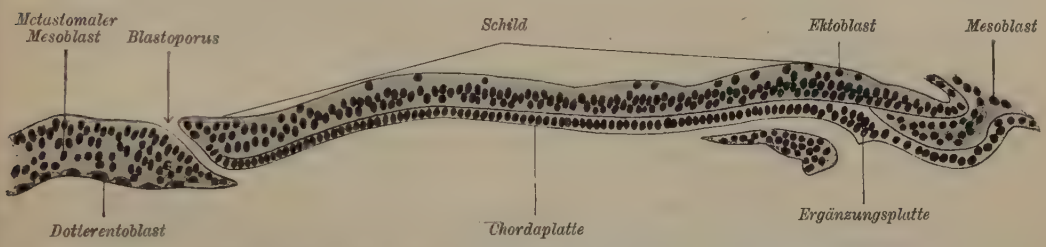



Fig. 74. Medianschnitt durch den ventral eröffneten Urdarm eines Fledermauskeimlings, nach van Beneden.

Das vordere Ende der Urmundrinne führt durch den immer enger werdenden schlitzförmigen Blastoporus in den primitiven Darm (Fig. 74).

Schließlich schwindet durch Verwachsung der Seitenlippen die Urmundrinne vollkommen.

Bei Vögeln und Säugetieren wird die Urmundrinne während der Bildung, Kanalisierung und Eröffnung des Urdarmstranges und während die Embryonalschilde aus der ovalen in die Birn- und Schuhsohlenform übergehen, auffallend lang (Fig. 70, 75, 76*A* u. 77*A*).

Der mitunter deutlich kielförmig eingefaltete Boden der Urmundrinne heißt Urmundleiste.

Früher nannte man die Rinne und die streifenförmige Trübung, die man als die allerersten Differenzierungen im Schilde betrachtete, „Primitivstreif" und „Primitivrinne". Da diese Bezeichnungen über ihre vergleichend morphologische Bedeutung nichts aussagen, verwende ich sie nicht mehr. Die Urmundrinne ist übrigens bei den Säugetieren oft sehr flach, kaum angedeutet, abortiv.

Am vorderen Ende der Urmundrinne markiert sich der Rest des Gastrulaknotens als Vorderlippe, am hinteren Ende ist ein der Hinterlippe des Urmundes entsprechender Knoten als mehr oder weniger

deutliche Trübung im durchsichtigen Präparat zu erkennen (Fig. 76). Meist schwindet bei Vögeln und Säugetieren der Blastoporus, soweit ein solcher überhaupt gebildet wird, nach kurzem Bestehen. Stets aber hängen im Bereiche des Gastrulaknotens alle drei Keimblätter zusammen. Vielfach findet sich in dem Bereiche der Vorderlippe auch noch eine Andeutung der schon bei den Amphibien erwähnten Querspalte im Mesoblast.

Eine durch die Urmundrinne und -leiste gelegte Medianebene scheidet den Embryo in eine rechte und linke Hälfte. Außerdem läßt sich nun der vor der Urmundrinne gelegene Körperteil, mit durchschimmerndem Urdarm von dem von der Urmundrinne durchzogenen Körperregion abgrenzen.

Fig. 75. Birnförmiger Embryonalschild des Hundes mit Rückenfurche und Urmundrinne. Vergr. etwa 8:1.

Vor der Vorderlippe des Urmundes verdickt sich der Schildektoblast (Fig. 70, 76 *A*), während er im Bereiche der Urmundrinne dünner ist. Dadurch grenzt sich in der erst birnförmigen, dann aber mehr schuhsohlenförmigen Embryonalanlage ein ovales, dunkleres Vorderstück von einem helleren Hinterstück ab. Durch nachträgliche Längenzunahme der Zellen des rechts und links von der Urmundrinne gelegenen Schildektoblasts schwindet dieser Gegensatz, und der schuhsohlenförmige Embryo erhält dann wieder ein einheitliches dunkles Aussehen im durchfallenden Lichte (Fig. 77).

Das vor der Urmundrinne gelegene, in gewissen Entwicklungsstadien sehr kurze Embryonalgebiet wächst durch lebhafte Zellvermehrung rasch in die Länge. Auf seiner Oberfläche entsteht, wie bei den Amphibien, eine allmählich an Länge zunehmende Rückenfurche, deren hinteres flaches Ende den Blastoporus enthält (Fig. 75, 76, 77). An Stelle der Rückenfurche tritt dann die durch die Neuralwülste seitlich scharf begrenzte Neuralfurche (Fig. 81) und später das Neuralrohr (Fig. 79, 80 und 84).

## Die Mesoblastbildung bei den Amnioten.

Zum besseren Verständnis der Mesoblastbildung bei den Amnioten erinnern wir uns, daß der Mesoblast bei Amphioxus und bei dem Molche durch Abfaltung, bei dem Frosche aber durch Abspaltung von

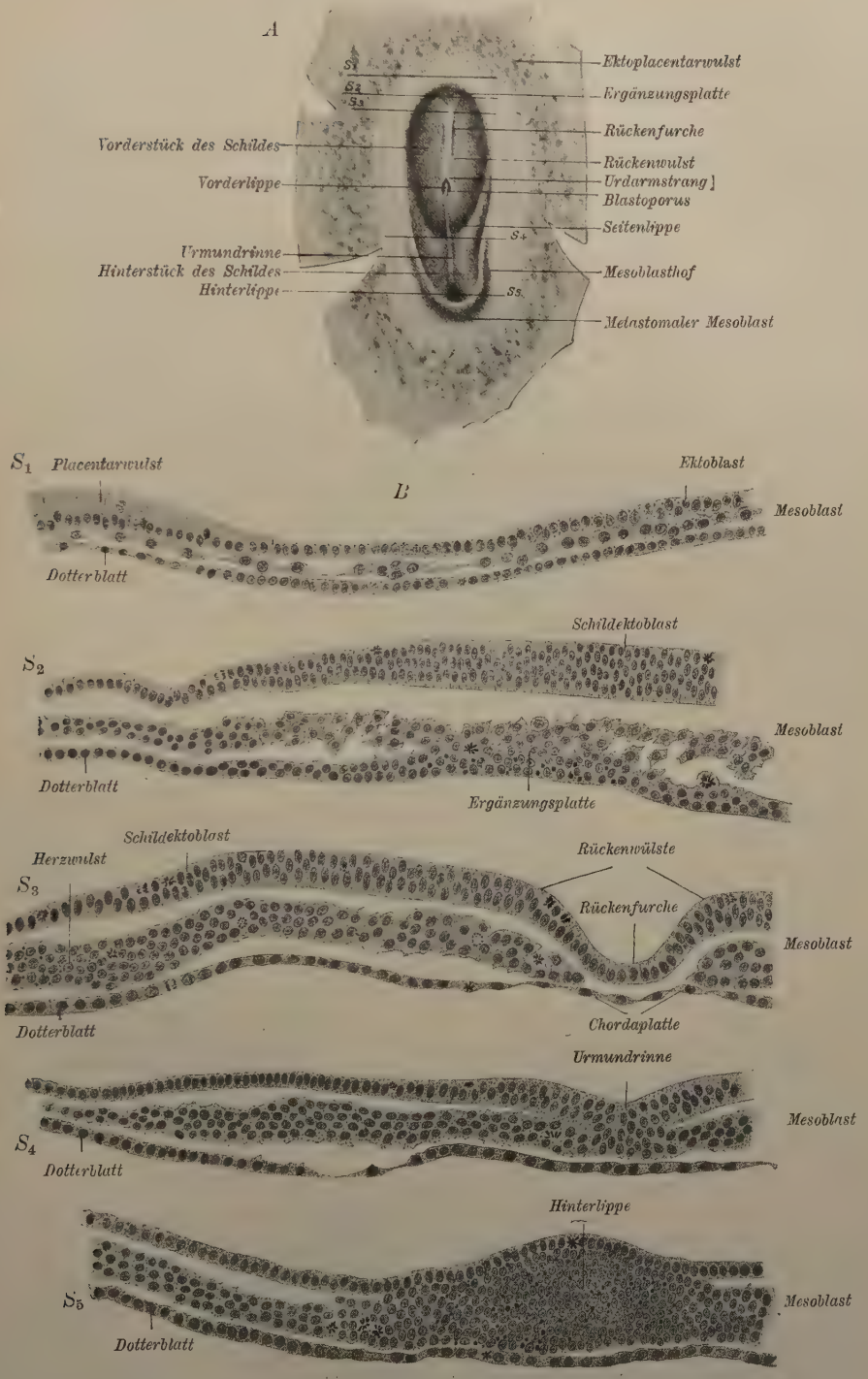



Fig. 76. *A* Etwas weiter entwickelter Keimling des Hundes mit Mesoblasthof. Vergr. etwa 8 : 1. *B* Querschnitte dazu, deren Lage in der Figur mit Zahlen bezeichnet ist. Vergr. etwa 200 : 1.

der Urdarmwand, also im ersten Falle vom Protentoblast allein, im letzteren Falle vom Protentoblast und Dotterentoblast gebildet wurde (siehe die Fig. 72).

In beiden Fällen aber ist der Entoblast, mag er nun einheitlich bleiben (Amphioxus, Molch) oder vorübergehend in Protentoblast und Dotterentoblast zerlegt werden (Frosch), der Mutterboden des Mesoblasts (Fig. 72 *A* u. *B*).

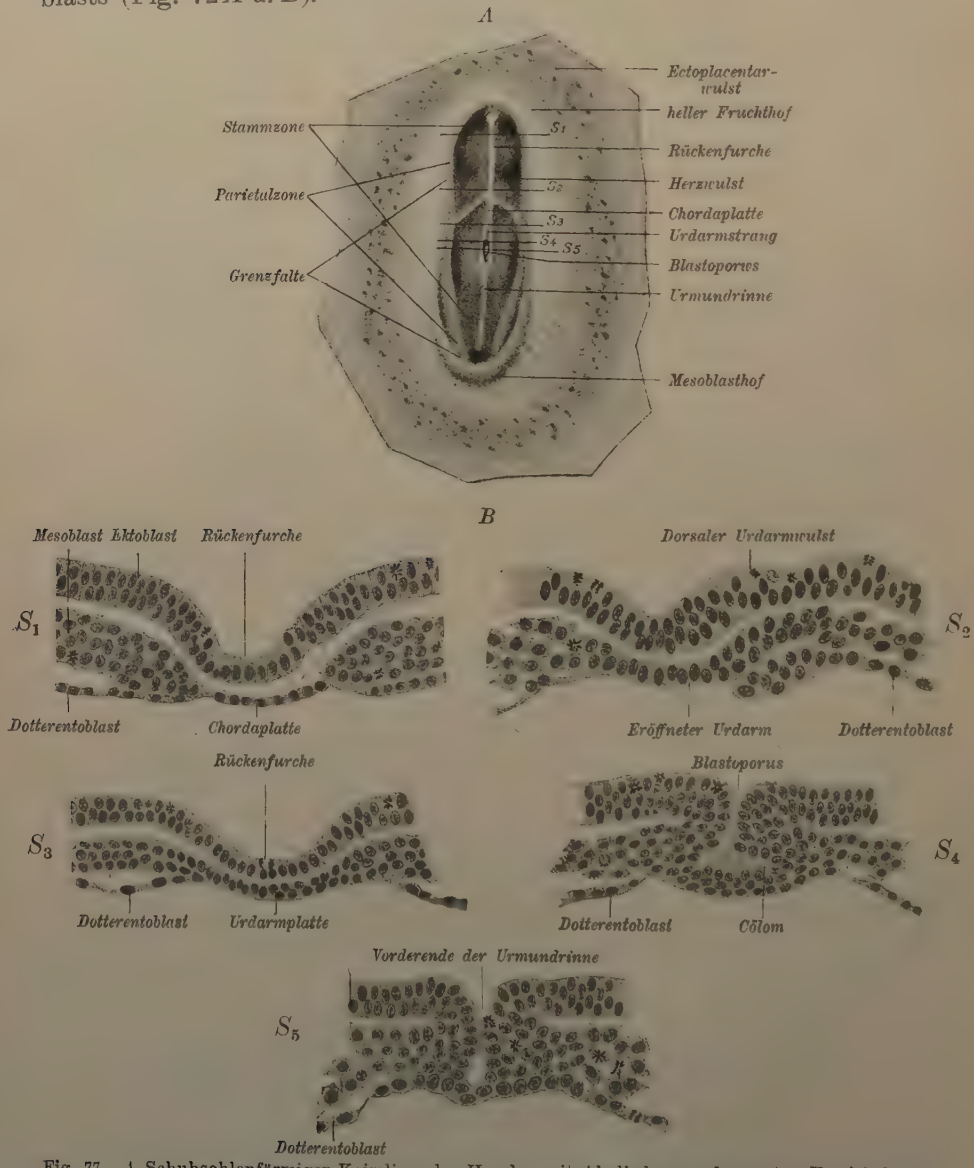



Fig. 77. *A* Schuhsohlenförmiger Keimling des Hundes mit Abgliederung des ersten Urwirbelpaares und Herzwulstes; Vergr. etwa 8:1. *B* Querschnitte dazu, deren Lage in der Fig. *A* eingetragen ist; Vergr. etwa 200:1.

Auch bei den Amnioten entsteht der Mesoblast aus dem Entoblast, und zwar wie beim Frosche aus dem Protentoblast der Urdarmwand und aus dem Dotterentoblast. Aus dem Gastrulaknoten und der Wand des Urdarmes oder nach dessen ventraler Eröffnung aus der Wand der Urdarmrinne sowie aus der Wand der Urmundrinne schalten sich vielgestaltige Zellen aus und breiten sich vereinzelt oder in Zellsträngen zusammenhängend zwischen Ektoblast und Dotterentoblast aus (Fig. 73 *B*, $S_1$—$S_4$) und bilden das primäre Mesenchym.

Unter reichlicher Vermehrung bilden die Mesoblastzellen schließlich eine mehrschichtige zusammenhängende Zellmasse (Fig. 76 *B*, $S_3$—$S_5$),

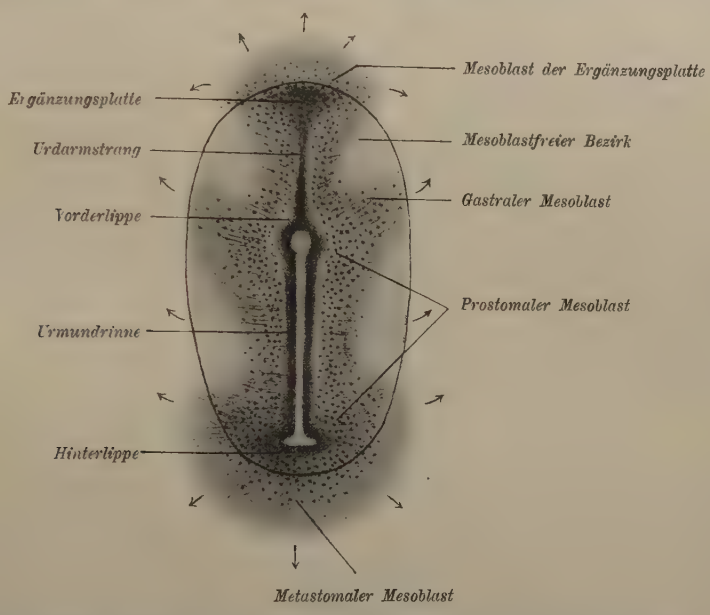



Fig. 78. Schema der Mesoblastbildung vom Hunde. An dem durchsichtig gedachten Präparate ist die Ausdehnung des Mesoblasts durch Punkte und Pfeile angedeutet.

die, soweit sie aus dem Protentoblast des Urdarmes hervorgegangen ist, wieder als gastraler Mesoblast bezeichnet werden kann. Auch die Ergänzungsplatte liefert nach vorn vom Urdarmmesoblast den Mesoblast der Ergänzungsplatte (Fig. 76 *B*, $S_2$).

Ferner produziert, wie bei niederen Wirbeltieren, die Wand des Urmundes, mag dieser rundlich, hufeisenförmig oder linear in eine Urmundrinne umgestaltet sein, den prostomalen Mesoblast (*πρό* = vor, *στῶμα* = Mund = Urmund). Er bedingt, die Hinterlippe umgreifend, als „metastomaler" (*μετά* = nach, hinter, *στῶμα* = Mund) Mesoblast mitunter eine sichelförmige (Fig. 76 u. 77) oder eine rundliche Trübung, die sich dann um das hintere Ende des Embryos weiter ausbreitet (Fig. 78).

Bei den Säugetieren und Vögeln verwächst der von der Urmundleiste produzierte Mesoblast in der Richtung von vorn nach hinten allmählich mit dem Dotterblatt. Dann erst, also sekundär, hängen auch im Gebiete der Urmundleiste hinter dem Gastrulaknoten alle drei Keimblätter in einem axialen Streifen, dem Achsenstrang, zusammen (Fig. 73, $S_4$).

Die Anordnung der einzelnen Mesoblastgebiete ist, ehe sich die verschiedenen Mesoblastquellen zu einem einheitlichen Blatte vereinigen, aus dem durchscheinend gedachten Schema (Fig. 78) im Flächenbilde ersichtlich.

Die zu einem Blatte vereinigte Mesoblastmasse erfüllt schließlich auch den ursprünglich „mesoblastfreien Bezirk" und wächst dann peripher unter dem Schildrande zwischen Keimblasenektoblast und Dotterentoblast weiter (Fig. 76*A* u. 77*A*).

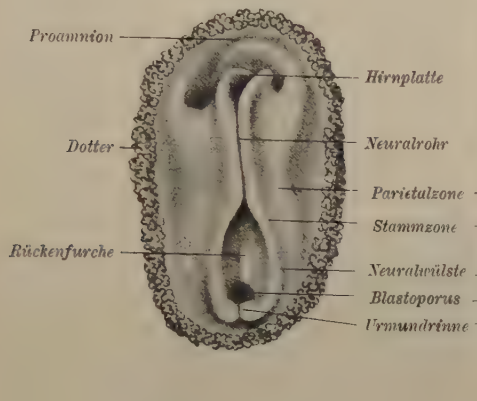
Eine abweichende Mesoblastbildung fand ich bei dem Schafe. Sie ist später auch bei dem Reh und der Spitzmaus beobachtet worden. Bei diesen Tieren wird, gleichzeitig mit der Anlage des Gastrulaknotens, vom Dotterentoblast unter dem Schildrande noch ein „peripherer Mesoblast" gebildet, der sich rasch um den Schild wie ein dunkler Rahmen ausbreitet (Fig. 67), und dessen Zellen sich bald mit den Zellen des prostomalen und gastralen Mesoblast unter dem Schilde zu einer einheitlichen Masse vereinigen.

## Die Chordabildung bei den Amnioten

beginnt im Bereiche des Urdarmes mit der Anlage des gastralen Chordateils.

Nach der ventralen Eröffnung des Urdarmstranges und der Einlagerung der Urdarmrinne in den ebenfalls unter ihm eröffneten Dotterentoblast biegt sich die Urdarmrinne kopfwärts zu einer dünnen und flachen Zellplatte, der Urdarmplatte auf. Ihre Ränder werden zur Bildung von gastralem Mesoblast verbraucht. Der übrig gebliebene Rest des Urdarmdaches verbindet sich, nachdem die gastrale Mesoblastbildung beendet ist, als eine nur aus wenig flachen Zellen bestehende Platte so innig mit dem Dotterblatt, daß sie als Teil desselben erscheint. Nur durch die sorgfältige Verfolgung ihrer Einlagerung in das Dotterblatt kann sie als der Rest des Urdarmdaches erkannt werden (Fig. 76*B*, $S_3$ u. 77*B*, $S_1$). Diese axiale vom Urdarmstrang nach Bildung des Mesoblasts übrig gebliebene Platte, die Chordaplatte, faltet sich in der Folge in Form einer sehr schmalen dorsalen Rinne (Chordarinne) wieder aus dem Dotterblatt ab und kann nach Verwachsung ihrer Ränder eine enge Lichtung enthalten. Jetzt erst darf man die Chordaanlage als Chordakanal bezeichnen. Nach dem meist sehr raschen Verschwinden der Lichtung

ist die stabförmige Chorda dorsalis fertig, unter welcher sich der Dotterentoblast durch Verwachsung seiner Ränder schließt (Fig. 223) und nun das Enteroderm des Dauerdarms bildet (Fig. 92 u. 224).



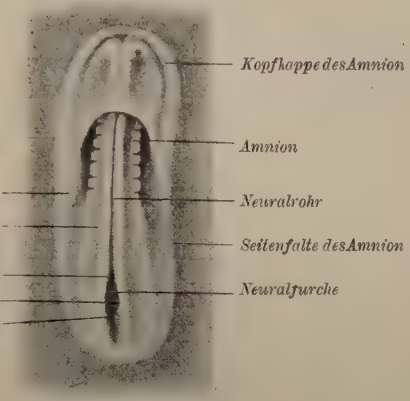




Fig. 79. Fig. 80.

Fig. 79. Embryo eines Krokodiles mit Neuralfurche, noch ohne Urwirbel, nach Voeltzkow.
Fig. 80. Embryo der Eidechse mit Neuralrohr und sieben Urwirbelpaaren von 2,1 mm Länge. Vergr. etwa 20:1.

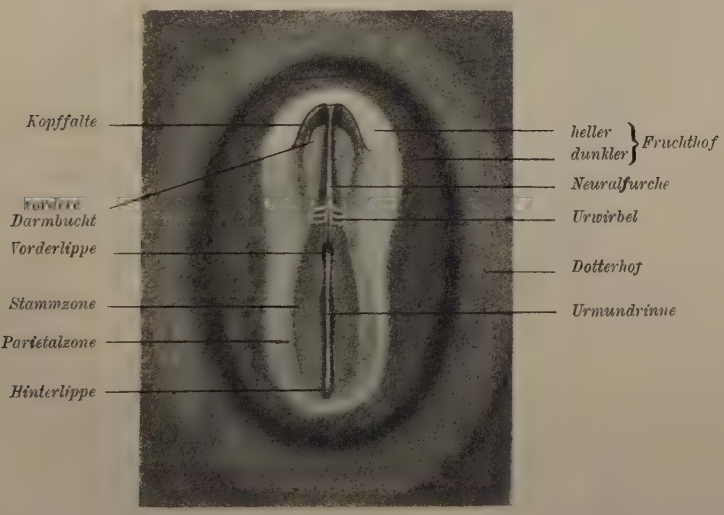



Fig. 81. Embryo des Hühnchens mit Fruchthöfen und zwei Urwirbelpaaren mit Neural- und Urmundrinne. Vergr. etwa 10:1.

Die gastrale Chorda wird nach vorn durch das kurze rinnenförmige, sich aus der Ergänzungsplatte abfaltende Vorderstück und nach hinten durch das axial aus dem indifferenten Zellmaterial des Teloblastems sich differenzierende Hinterstück ergänzt. Dieses Hinterstück ist aber bei Säugetieren stets solid oder zeigt höchstens Spuren

einer Kanalisierung. Es wird nicht ventral eröffnet, sondern liegt als solider drehrunder Strang stets auf dem unter ihm geschlossenen Dotterblatt.

Bei Reptilien und Vögeln weichen die Verhältnisse durch die Verschiebung des Blastoporus nach hinten von der gegebenen Schilderung etwas ab.

Auch bei den Amnioten verdickt sich wie bei den Anamniern das Teloblastem bei gleichzeitiger Verkürzung der Urmundrinne zum Endwulst oder zur Schwanzknospe (Fig. 83*A*), liefert Mesoblast, die Zellen der Neuralplatte, der Chorda sowie des Schwanzmesoblasts und

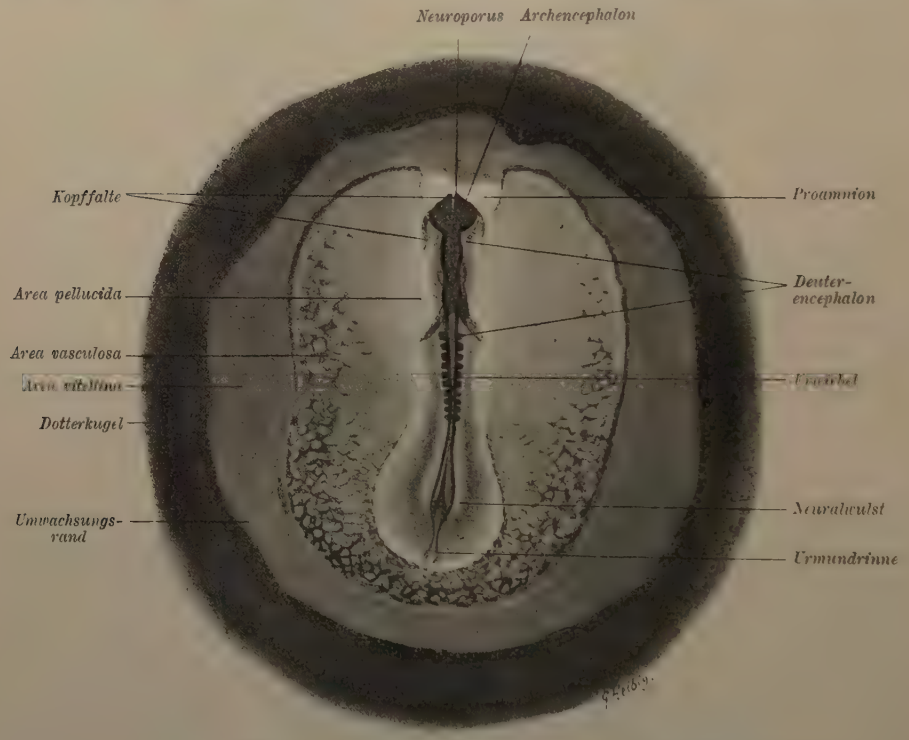



Fig. 82. Embryo des Huhnes mit Fruchthöfen, Neuralrohr, Neural- und Urmundrinne sowie zehn Urwirbelpaaren. Vergr. etwa 10 : 1.

trägt durch Ergänzung dieser Organe nach hinten ebenso wesentlich zum Längenwachstum des Körpers bei wie bei den Anamniern.

Unter beträchtlicher Verdünnung folgt auch das aus dem Achsenstrang und dem Endwulst hervorgegangene Stück der Chorda dem Längenwachstum des Embryos. Nun erst durchzieht sie den Embryo vom Kopf bis zur Schwanzspitze.

Im Gegensatz zu den Ichthyoden ist der Mesoblast der Amnioten von vornherein kein epitheliales solides Zellblatt. Er besteht vielmehr ursprünglich aus vereinzelten oder netzförmigen Strängen polymorpher Zellen (Fig. 73*B*). Erst später schichten sich

diese Zellen zu einer etwas kompakteren Masse (Fig. 76*B* u. 77*B*), in welcher nachträglich durch Spaltung das Cölom auftritt. Nur in dem kleinen Gebiete der Ergänzungsplatte bemerkt man mitunter Andeutungen an die ursprüngliche Abfaltung des Mesoblasts, wie bei Triton. Im übrigen entsteht der Mesoblast durch Zellausschaltung aus der Urdarm- und Urmundwand, zum Teil auch aus dem Zellverbande der Ergänzungsplatte. Die Mesoblastbildung der Amnioten, speziell der Säugetiere und Vögel, läßt sich also nicht ohne weiteres, wie vielfach geschieht, mit der Mesoblastbildung durch Abfaltung aus dem Urdarm bei vielen niederen Wirbeltieren vergleichen.

Nachdem die verschiedenen Mesoblastquellen eine einheitliche Schicht gebildet haben, sondert sich die Mesoblastmasse wieder in einen dickeren dorsalen und dünneren ventralen Mesoblast (siehe Cölombildung).

Eine weitere Gliederung kommt auch bei Flächenbetrachtung der Embryonalanlagen zum deutlichen Ausdruck in Gestalt der dunkleren Stamm- und der helleren Wand- oder Parietalzone (Fig. 77*A*). Jene liefert die Grundlage des Scheitels, Nackens und Rückens, diese die Wände des späteren Gesichtes, der Brust, des Bauches und Beckens.

Die Vorgänge bei der

## 4. Gastrulation und Bildung der Keimblätter des Menschen

sind zur Zeit nur teilweise bekannt.

Das ist leicht verständlich, da junges, normales und noch brauchbares Material nur in den allerseltensten Fällen zur Untersuchung kommt.

Wir kennen weder Befruchtungs- noch Furchungsstadien und ebensowenig die erste Anlage des Schildes, dürfen aber aus späteren, sich mit gleichen Embryonalformen der Säugetiere deckenden Entwicklungszuständen schließen, daß die ersten Entwicklungsvorgänge bei den Menschen ebenso wie bei den Säugetieren verlaufen.

Der sehr kleine Embryonalschild des Menschen zeigt eine deutliche Urmundrinne mit Vorder- und Hinterlippe, einen sehr wohl entwickelten Blastoporus und Urdarmstrang.

Auffallend früh, schon im Stadium des Embryonalschildes ist reichlicher, zuerst einheitlicher bald aber, wahrscheinlich durch Auflösung von Mesoblastzellen und durch ein deutliches Exocöl gespaltener Mesoblast vorhanden.

Der Urdarmstrang kanalisiert sich und schaltet sich unter ventraler Eröffnung in den Dotterentoblast ein, um so vorübergehend das Dach des primitiven Darmes, wie bei den übrigen Amnioten, zu bilden. Man

kann auch bei dem Menschen einen gastralen und prostomalen Teil des Mesoblasts unterscheiden. Die Chorda faltet sich in der bekannten Weise aus der Urdarmplatte ab; eine Ergänzungsplatte ist bei dem Menschen noch nicht beschrieben, aber sicher zu erwarten.

Die erste Anlage des Mesoblasts ist unbekannt. Später folgt er durch Gliederung in dorsalen und ventralen Mesoblast und durch Bildung der Urwirbel den schon beschriebenen Entwicklungsgesetzen.

Auch im übrigen verläuft die Entwicklung des menschlichen Körpers prinzipiell in derselben Weise wie die der placentalen Säugetiere.

# III. Die Entwicklung der wichtigsten Primitivorgane und der Leibesform der Amnioten.

## 1. Die Abgrenzung des Embryos und die Fruchthöfe.

Der ovale Embryonalschild der Amnioten wird zuerst birn-, dann aber unter weiterer Streckung schuhsohlenförmig. Er wächst gleichzeitig zu einer Länge von 3—5 mm heran und sondert sich durch die an seinem Rande sich einsenkende Grenz- oder Nabelfalte immer mehr von der Keimblase. Die Bildung der Grenzfalte ist bei den verschiedenen Keimanlagen eine verschiedene. Entweder tritt sie zuerst vor dem Kopfende als Kopffalte auf, deren Schenkel sich nach hinten als Seitenfalten verlängern und dann mit der Schwanzfalte zusammenfließen (Keime mit viel Dotter: Sauropsiden [Fig. 81 und 82] oder mit großer Keimblase und geräumigem Blastocöl: Fleischfresser, Pferd, Kaninchen [Fig. 76 und 77]). Oder sie tritt — und dann meist schon außerordentlich früh — von vornherein als ringförmige, den ganzen Embryo gleichzeitig umfassende, Nabelfalte auf (Tiere mit kleinem Dottersack, z. B. an den spindelförmigen Keimblasen der Wiederkäuer [Fig. 67] und des Schweines, sowie bei dem Menschen).

Die Schilde der Amnioten sind von einem aus dem einschichtigen Ektoblast und dem Dotterblatt gebildeten hellen Fruchthofe, der Area pellucida, umgeben (Fig. 59, 60, 70 und 76). In diese wächst allmählich der Mesoblast ein und bedingt namentlich um das Hinterende des Schildes herum eine peripher immer weiterschreitende Trübung, den Mesoblasthof (Fig. 76 *A*). Der helle Fruchthof der Säugetiere ist nicht wie derjenige der Sauropsiden eine primäre Bildung, sondern wird erst allmählich deutlich.

Um den hellen Fruchthof der Säugetiere entsteht ferner eine an Breite zunehmende dunkle fleckige Zone (Fig. 76 *A* und 77 *A*). Sie

wird durch oberflächliche wulstartige Verdickungen des Ektoblasts bedingt, welche die Placentaranlage vorbereiten und deshalb in ihrer Gesamtheit als Ektoplacentarwulst bezeichnet werden (Fig. 76). Diese Trübung ist aber von dem dunklen Fruchthofe der Sauropsiden wohl zu unterscheiden, dessen Erscheinen durch den Keimring unter dem Blastoderm hervorgerufen wird (Fig. 59, 60, 68 und 70). In dem dunkeln Fruchthofe entstehen später die ersten Blutgefäßanlagen. Er wird dadurch zum Gefäßhof oder zur Area vasculosa (Fig. 81 und 82), der peripher von dem Dotterhofe oder der Area vitellina umrahmt ist. Der Dotterhof besteht aus den die Dotterkugel umwachsenden durchsichtigen Keimblatträndern und enthält weder Cölom noch Gefäße.

## 2. Das Neuralrohr und die primitive Hirngliederung.

Während der Embryo schuhsohlenförmig wird, verlängert sich sein von der Urmundrinne durchzogener Teil (bei Säugetieren und Vögeln bis zu einer maximalen Länge von 2,5—3 mm) und ebenso sein von der Rückenfurche durchzogenes Gebiet beträchtlich (Fig. 70 und 77 *A*). Später wächst das vor der Vorderlippe gelegene Gebiet allein weiter, während sich das hinter ihr gelegene verkürzt.

Die zeitweise bis nahe an das Vorderende des Embryo heranreichende Urmundrinne hat bei manchen Embryologen die Meinung hervorgerufen, daß der Embryo sich aus zwei verwachsenden Hälften bilde (Verwachsungs- oder Konkreszenztheorie). Urdarm, Neuralplatte, Darm und Chorda entstehen aber vom Amphioxus bis herauf zum Menschen als unpaare und einheitliche Bildung ohne jede Spur einer Längsverwachsung vor der Vorderlippe des Urmundes. Ferner entstehen nacheinander zuerst die Kopf-, dann die Rumpfgegend des Embryo, beide sich in der Richtung von vorne nach hinten vergrößernd und in ihre Einzelheiten sondernd, ohne jede Spur einer Verwachsung paariger Anlagen, aus ursprünglich getrennten Urmundränder. Das verhältnismäßig kleine, durch Verwachsung der Urmundlippen entstandene Gebiet entspricht nur der späteren Analgegend. Natürliche und künstliche Mißbildungen in Gestalt eines abnorm gedehnten und gespaltenen Urmundes sind zur Stütze der Verwachsungstheorie nicht beweiskräftig.

Die Neuralplatte verbreitert sich, während ihre Zellen hochprismatisch werden und die Rückenfurche schwindet, nach vorn zur Hirnplatte. Ihr vorderster Rand überwächst bei den Säugern unter schnabelartiger Verlängerung das craniale Ende der Stammzone (Fig. 83 *A* und *B*).

Die Neuralplatte beziehungsweise die Neuralfurche verlängert sich gleichzeitig kaudalwärts, während die Urmundrinne zuerst relativ, dann aber auch absolut an Länge abnimmt.

Auf der hinteren abfallenden Fläche des Endwulstes bemerkt man noch einige Zeit die Reste der Urmundrinne (Fig. 83 und 84 *A* und *B*), deren weitere Schicksale bei der Bildung des Afters beschrieben werden.

Das vordere Ende der Neuralrinne wird rasch in die Hirnanlage umgebildet, während ihr hinteres Ende noch einige Zeit die ursprünglichen Verhältnisse zeigt. Gleichzeitig hat der Rand der Stammzone

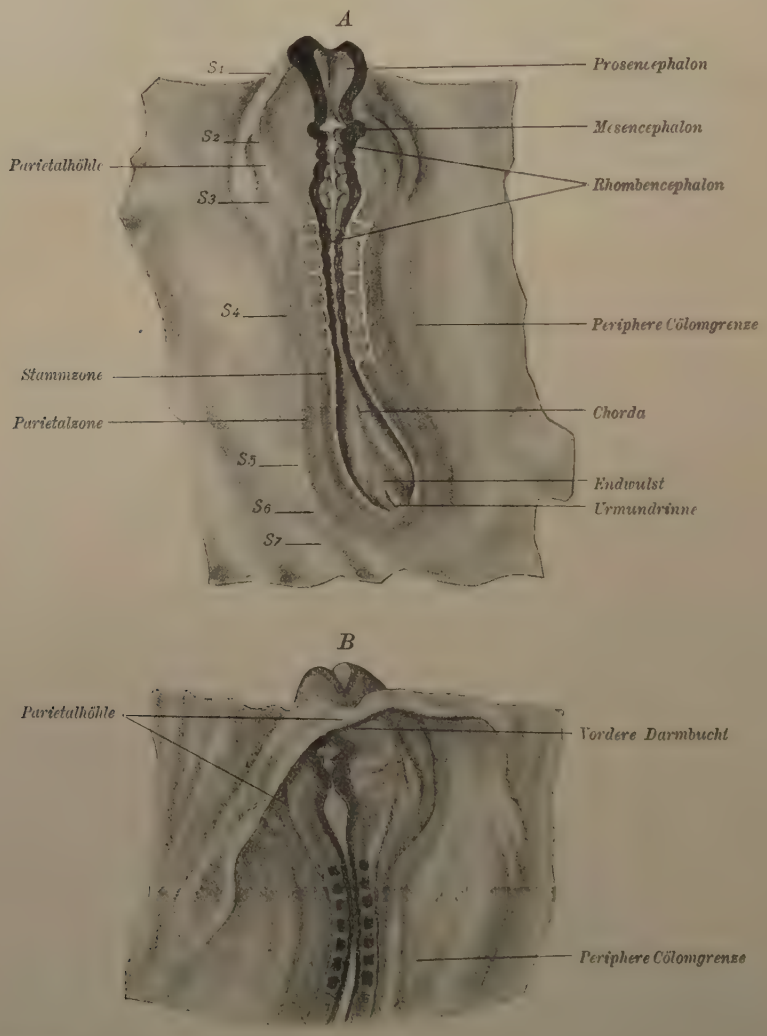



Fig. 83. Hundeembryo mit noch offener Neuralfurche, aber mit schon beginnender Hirngliederung, sowie mit sekundärer Neuromerie; 8 Urwirbelpaare. Vergr. etwa 15:1.
*A* von der Rücken-, *B* von der Bauchseite gesehen.

unter Vertiefung der Kopffalte die Parietalzone nach vorn überwachsen und überragt sie um ein beträchtliches Stück (Fig. 82 und 84). Die ganze rinnenförmige Anlage des Zentralnervensystems wird dann durch dorsale Verwachsung der Neuralwülste in einer sagittalen Verschlußnaht zu dem Neuralrohr umgewandelt (Fig. 79 und 84 *B*).

Die Verwachsung der Neuralwülste beginnt im allgemeinen im Bereiche der späteren Mittelhirnanlage und greift von hier schweif- und kopfwärts weiter. Dadurch wird der vordere noch ungeschlossene Eingang in das Neuralrohr, der vordere Neuroporus (*νεῦρον* = Nervenrohr, *πόρος* = Öffnung), immer weiter nach vorn, der hintere Neuroporus immer weiter nach hinten verlagert. Der Verschluß des letzteren erfolgt am Kaudalende des Körpers.

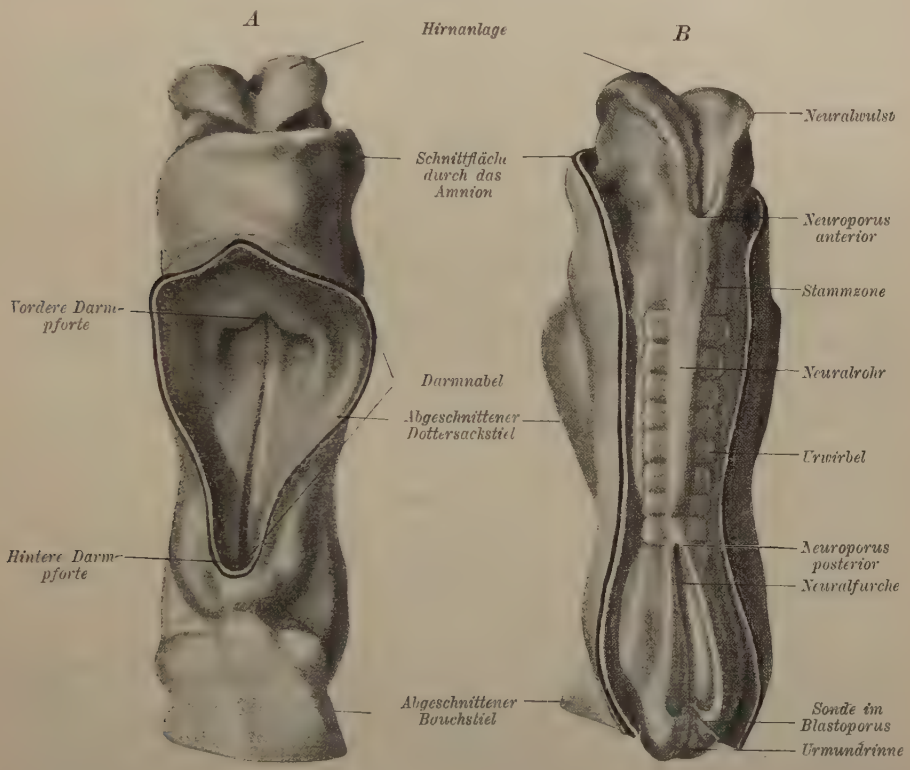



Fig. 84. Menschlicher Embryo von 2,1 mm Länge, von Eternod, nach dem Modell von F. Ziegler. Teilweise verschlossenes Neuralrohr, Urmundrinne, Blastoporus, beginnende Hirngliederung; 8 Urwirbelpaare. Vergr. etwa 40:1. *A* von der Bauch-, *B* von der Rückenseite her gesehen.

Der schließlich am Kopfende des Neuralrohres gelegene trichterförmige vordere Neuroporus hängt noch einige Zeit mit dem Epidermisblatt zusammen. Man findet nach seinem Schluß noch eine kleine Ausstülpung der Hirnwand an dieser Stelle, den Processus neuroporicus (Fig. 86). Die ganze Verschlußnaht des Neuralrohres liegt bei Säugetieren dorsal. Der Processus neuroporicus bezeichnet das vorderste Ende der Hirnanlage.

An dem geschlossenen Neuralrohr kann man bei allen Cranioten einen vorderen blasenförmigen Teil, das Hirnbläschen oder die

Hirnanlage, von einem längeren röhrenförmigen hinteren Teil, der Anlage des Rückenmarkes oder dem Medullarrohr (Medulla spinalis, Rückenmark), unterscheiden.

Später liegt das vom Mesoblast umwachsene Neuralrohr in der Achse des embryonalen Rückens unter der Epidermis (Fig. 104 und 106).

Das Hirnbläschen überragt das vordere Chordaende und zeigt an seinem Boden die Plica encephali ventralis, die untere Hirnfalte (Fig. 85 *pv*), und einen kleinen Querwulst, das Tuberculum posterius (Fig. 85 *tp*). Der vor der Plica encephali ventralis und vor dem vor deren Chordaende gelegene, von den niedersten Wirbeltieren bis herauf zum Menschen wiederkehrende, aufgetriebene Teil der Hirnanlage ist als Archencephalon (*ἀρχαῖος* = altertümlich) oder

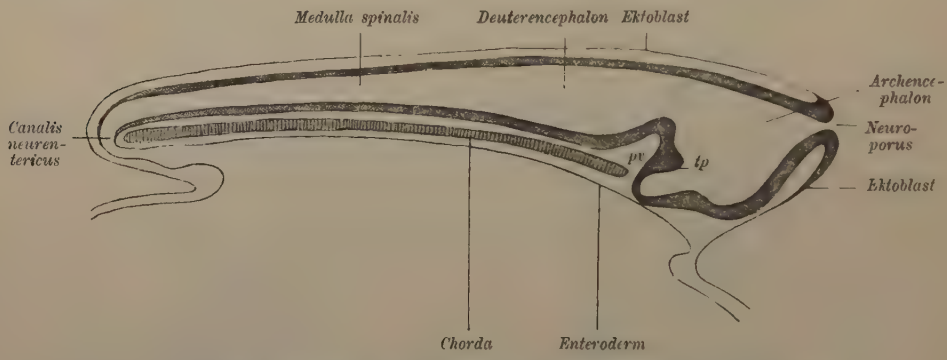



Fig. 85. Schematischer Medianschnitt zur Gliederung des Neuralrohrs eines Cranioten, nach v. Kupffer. *tp* = Tuberculum posterius, *pv* = Ventrale Hirnfalte.

Urhirn von dem längeren hinteren röhrenförmigen und über der Chorda gelegenen Deuterencephalon (*δεύτερος* = der Zweite) zu unterscheiden (Fig. 85). Nach hinten geht das Deuterencephalon ohne scharfe Grenze in das Medullarrohr über.

Durch Ausbildung der Sinnesorgane, der Kiemen- und Gesichtsmuskulatur, und der Associationsbahnen erfährt die Hirnanlage der Cranioten, im Gegensatze zu Amphioxus, nach Größe, Gliederung und innerer Organisation bis herauf zum Menschen eine fortschreitende Entwicklung.

Die zuerst zweiteilige Hirnanlage gliedert sich in drei hintereinander gelegene Bläschen, in das Prosencephalon (*πρός* = vor, *ἐγκέφαλος* = Gehirn) oder Vorderhirn, in das Mesencephalon (*μέσος* = in der Mitte) oder Mittelhirn und in das hinter diesem gelegene Rhombencephalon (*ῥόμβος* = die Raute) oder Rautenhirn (Fig. 83 *A*, 86 und 87). Aus dem Prosencephalon stülpen sich in Gestalt zweier gestielter Hohlknospen die beiden primären

Augenblasen, das Ophthalmencephalon (ὀφθαλμός = Auge), als die erste äußerlich sichtbare Anlage des Sehorganes aus (Fig. 111).

Die dorsale Grenze zwischen Prosencephalon und Mesencephalon bezeichnet eine quere Einfaltung der Hirnwand, in deren Bereich später die hintere Hirnkommissur, Commissura posterior, entsteht. Die ventrale Grenzmarke bildet das Tuberculum posterius

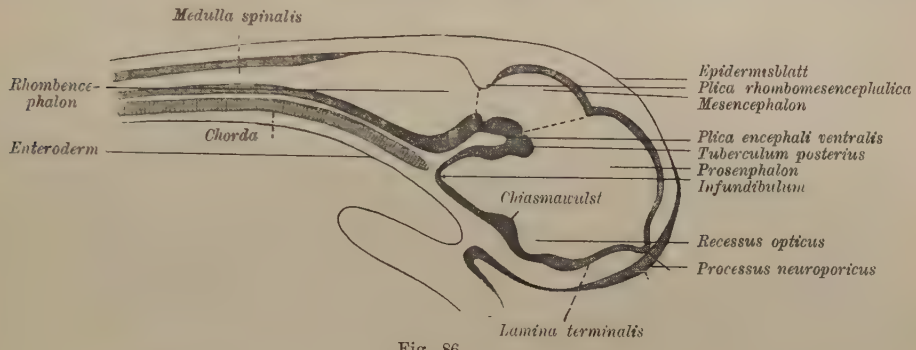



Fig. 86.

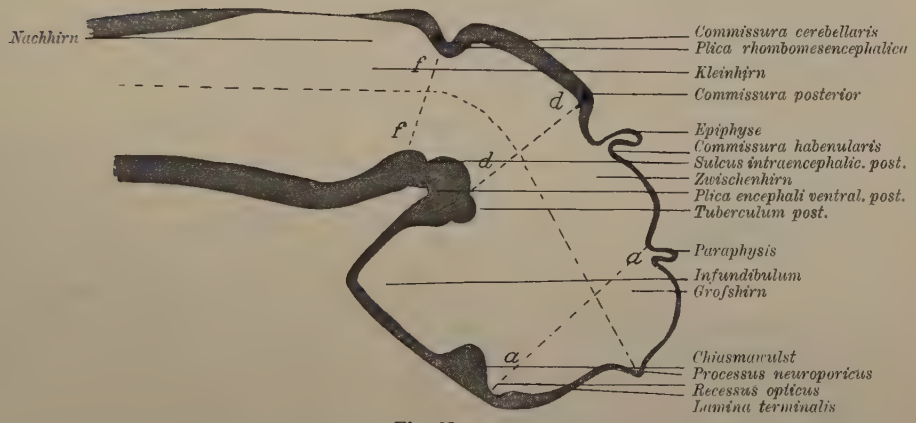



Fig. 87.

**Fig. 86 und 87. Zwei schematische Medianschnitte zur weiteren Gliederung des Neuralrohres, nach v. Kupffer.**
**Die Linien $a-a$, $d-d$, $f-f$ markieren die Grenzen zwischen der Groß-, Zwischen-, Mittel- und Rautenhirnanlage.**

(Fig. 86). Die Plica rhombomesencephalica begrenzt als ringförmige Einschnürung das Mittelhirn gegen das Rautenhirn. Dorsal entsteht in dieser Plica ein querer Faserzug, die Commissura cerebellaris, ventral wird an der Innenfläche der Hirnwand eine zirkuläre Furche, der Sulcus intraencephalicus posterior bemerkbar (Fig. 87).

Das vordere Ende der Gehirnachse und die Grenze zwischen Dach und Vorderwand des Vorderhirnes bildet der im geschlossenen vorderen

Neuroporus gelegene Processus neuroporicus mit dem von ihm umgebenen gleichnamigen Recessus. Unter diesem bildet die vordere Schlußplatte oder Lamina terminalis die Vorderwand des Prosencephalon (Fig. 87).

In dem hinter dem Recessus opticus gelegenen Chiasmawulst bilden sich später die Sehnervenkreuzung und die ventralen Hirnkommissuren. Hinter dem Chiasmawulst liegt eine weitere Ausbuchtung, das Infundibulum oder der Trichter. In dem dicht vor dem Recessus opticus entstehenden Wulst bildet sich die Commissura anterior.

Die in den drei Hirnabteilungen gelegenen Höhlen, die primären Hirnventrikel, kommunizieren axial miteinander und nach hinten mit der röhrenförmigen Lichtung der Rückenmarksanlage, mit dem primären Zentralkanal, seitlich jederseits mit der Höhle der primären Augenblasen, dem Recessus opticus (Fig. 236).

Die drei primären Hirnbläschen (Prosencephalon, Mesencephalon und Rhombencephalon) bilden durch weitere Gliederung die Grundlage für die Einteilung des Wirbeltiergehirnes.

Das Prosencephalon sondert sich in zwei hintereinander gelegene Abschnitte: in das Endhirn oder Telencephalon (*τέλος* = Ende), dessen Dach zwei dorsale Ausbuchtungen, die beiden Großhirnhemisphären, bildet, und in das Zwischenhirn oder Diencephalon (*διά* = zwischen), (Fig. 87 und 90 *A*). Am Dache des Diencephalon bildet sich die Commissura habenularum. Das Mesencephalon bleibt ungeteilt und bildet die Vierhügelplatte und die Bestandteile des Mittelhirnes. Das Rhombencephalon liefert das Kleinhirn, Cerebellum oder Metencephalon und das verlängerte Mark oder Myelencephalon (Fig. 90 *A* und 111).

An dem Diencephalon entstehen zwei dorsale, sich zu gestielten Bläschen entwickelnde Ausstülpungen, nämlich die hintere stets vorhandene Epiphyse oder Glandula pinealis und die vordere weniger konstante Paraphyse (*ἐπί* = auf, *παρά* = neben, *φύω* = pflanzen) (Fig. 87).

Die dorsal leicht voneinander abgrenzbaren fünf Hirnabteilungen sind am Hirnboden, als Telencephalon und Diencephalon, sowie als Metencephalon und Myelencephalon weniger scharf voneinander abgrenzbar. Nur der Mittelhirnboden ist durch den Sulcus intraencephalicus posterior nach hinten und durch das Tuberculum posterius nach vorne deutlich geschieden (Fig. 87).

Die Abgrenzung des Telencephalon vom Diencephalon geschieht durch den Sulcus intraencephalicus anterior. Er verläuft in der Richtung der Linie *a—a* (Fig. 87).

Das Neuralrohr besteht zur Zeit der Ablösung vom Epidermisblatt durchweg aus einer Epithelwand, die sich allmählich in ungleichmäßiger Weise verdickt. Dadurch werden ihr dünner oberer und ebenfalls dünner unterer Teil zur Deck- und Bodenplatte, die dickeren paarigen Seitenteile zu den Seitenplatten (Fig. 98). Deck- und Bodenplatte bestehen anfänglich aus einer einfachen Lage kubischer Zellen, die Seitenplatten aus einfachem oder geschichtetem schlanken Prismenepithel. Eine sehr feine Grenzhaut, die Limitans externa, ein Teil der Limitans prima, umscheidet die Oberfläche des Rohres.

Die Epithelien der Seitenwände spielen bei dem weiteren Wachstum und den weiteren Sonderungen die Hauptrolle. Die zahlreichen Mitosen in der Wand der Medullar- und Hirnanlage finden sich stets zentral, nahe der Lichtung (Fig. 88). Lebhafte Zellvermehrung führt zum Längen- und Dickenwachstum der Rückenmarks- und Hirnanlage, deren histologische Sonderung in graue und weiße Substanz unter „Entwicklung des Nervensystems“ beschrieben wird.

Als primäre Neuromerie (*νεῦρον* = Nervenrohr, *μέρος* = Teil) fällt eine schon an der offenen Neuralrinne durch Querfurchen bedingte Segmentierung, später auch am Archencephalon auf (Fig. 83 *A*). Ob die meist erst nach dem Schlusse des Medullarrohres, namentlich am Hirn deutliche sekundäre Neuromerie (Fig. 212) mit der primären homolog ist, ist unsicher. Man kann die Neuromeren des Rückenmarkes als Myelomeren (*μύελος* = Mark) denen des Hirnes oder den Encephalomeren (*ἐγκέφαλος* = Gehirn, *μέρος* = Teil) gegenüberstellen.

Das erste der sechs an dem Rautenhirn deutlichen Encephalomeren wird Cerebellum; mit dem zweiten steht das Ganglion semilunare des Trigeminus in primärer Verbindung; mit dem vierten der Wurzelkomplex des Akusticofacialis; mit dem fünften der Glossopharyngeus. Dem dritten Encephalomer entspricht kein Nerv.

Von den fünf vor der Plica rhombomesencephalica gelegenen Neuromeren entfallen drei auf das Vorderhirn, zwei auf das Mittelhirn.

Später verschwindet die sekundäre Neuromerie des Gehirnes wieder.

## 3. Die Spinalganglienleiste.

Das im Verschluß begriffene Neuralrohr hängt durch verdickte Umschlagsfalten vorübergehend mit dem einschichtigen Epidermisblatt zusammen (Fig. 88 *A* u. *B*). Beide Falten werden beim Schlusse des Neuralrohres zwischen dessen Rändern aufgenommen (Fig. 88 *B*). Die so entstandene, zwischen den Lippen des Medullarrohres gelegene, sich rasch vermehrende Zellanhäufung bildet dann nach rechts und

links je eine leistenartige Kante, die Ganglienleiste. Die keilartig zwischen die Ränder der sich schließenden Neuralfurche eingeklemmte Zellmasse wird wieder aus dieser nach außen verdrängt (Fig. 92), ihre Zellen verschieben sich und liegen nun zu beiden Seiten (Fig. 98) des Neuralrohres.

Dieser anfänglich ungegliederte Strang bildet nach meinen Erfahrungen beim Schafe vom Nacken ab in craniokaudaler Richtung metamere, der Zahl der Urwirbel entsprechende Verdickungen, die Anlagen der primären Spinalganglien. Sie bleiben mit dem Neuralrohr in Verbindung, während die zwischen den Ganglien einer Seite

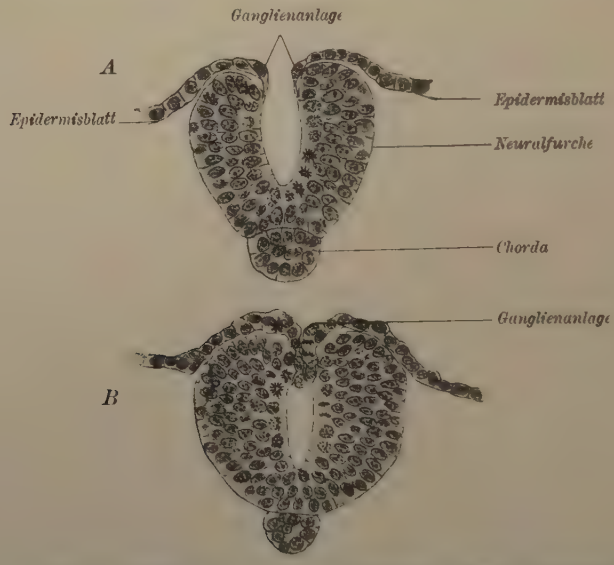



Fig. 83 *A* und *B*. Zwei Querschnitte durch das in Verschluß begriffene Neuralrohr eines Schafembryos mit acht Urwirbelpaaren. *A* aus dem noch nicht segmentierten kaudalen Gebiete, *B* aus dem Gebiete des fünften Urwirbelpaares.

gelegenen Strecken schwinden. So entsteht jederseits eine Reihe metamerer, bald zu auffallender Größe heranwachsender Spinalganglienanlagen, die Ganglienreihe (Fig. 104 u. 106). Sie reicht anfänglich nur bis zur Gegend des Hinterhirnes. Später aber entwickeln sich auch jederseits im Bereiche des Kopfes vier große Ganglien: das Trigeminusganglion, das Akusticofacialisganglion, das Glossopharyngeus- und das Vagusganglion. Die Ganglienzellen entsenden die sensiblen Nervenfasern in Form der dorsalen Wurzeln zentral zum Rückenmark und peripher in den Spinalnerven zur Haut usw. (Weiteres siehe unter: Entwicklung des peripheren Nervensystems.)

## 4. Die Ursegmente und Urwirbel.

Die Mesoblastsegmentierung ist bei den Amnioten weniger scharf als bei Amphioxus und bei den Amphibien, da nur die Stammzone, weniger deutlich aber die Parietalzone in metamere Ursegmente zerlegt wird. Die Ursegmente bestehen aus wohl begrenzten, aus dorsalem Mesoblast gebildeten Somiten (Körperstücke, von *σῶμα* = Körper) oder Urwirbeln und den aus dem ventralen Mesoblast bestehenden Seitenplatten. Beide hängen durch die Urogenitalplatte vorübergehend zusammen (Fig. 91). Bald aber löst sich diese von den Urwirbeln und von den Seitenplatten und wird zur Anlage des Urogenitalapparates verwendet. Der parietale Mesoblast der Seitenplatten biegt dann neben dem lateralen Ende der Urogenitalplatte in den visceralen Mesoblast der Seitenplatte um. Diese Umschlagsfalte ist die Gekrösplatte oder Mesenterialplatte, die Grundlage des späteren Mesenteriums (Fig. 96).

Die ursprünglich soliden Urwirbel sind nicht etwa direkte Vorläufer der Knochenwirbel, sondern zunächst Primitivorgane zur Bildung von Muskulatur und primären Mesenchym.

Das in den Urwirbeln entstehende Myocöl öffnet sich lateral und steht dann durch eine zeitweise in der Urogenitalplatte auftretende Spalte, das Gonocöl (*γόνος* = Zeugung, *κοίλωμα* = Höhle) mit dem übrigen Cölom in Verbindung. Dieser bei den Amnioten rasch vorübergehende Zustand wiederholt die vom Amphioxus (Fig. 36 rechte Hälfte) und von Urodelen (Fig. 51 rechte Hälfte) bekannten Verhältnisse.

Das Myocöl, Gonocöl und der die Eingeweide des Embryos enthaltende Teil des Cöloms, das Splanchnocöl (*σπλάγχνον* = Eingeweide) werden als das im Embryo gelegene Endocöl von dem außerhalb des Embryo gelegenen Exocöl unterschieden.

Die Segmentierung beginnt bei den Amnioten noch während der Ausbildung der Neuralfurche. Der Kopfmesoblast vor dem ersten Urwirbelpaar besteht bei Beginn der Segmentierung aus spärlichen lockeren, polymorphen, von der Ergänzungsplatte gelieferten Zellen (Fig. 89 *S*₁), die erst später ein dichteres Gewebe formieren (Fig. 94 und 95). Im Rumpfgebiete wird der Mesoblast unter lebhafter Zellvermehrung namentlich in den Urmundlippen und im Endwulste in kaudaler Richtung dichter.

Die Abgliederung der Urwirbel leitet sich durch Abgrenzung eines etwa würfelförmigen Mesoblaststückes ein, dessen Zellen sich radiär ordnen (Fig. 89 *S*₄ *Uw*).

Das erste Urwirbelpaar entsteht stets vor der Vorderlippe der Urmundrinne an der schmalsten Stelle, der Stammzone (Fig. 77 u. 81).

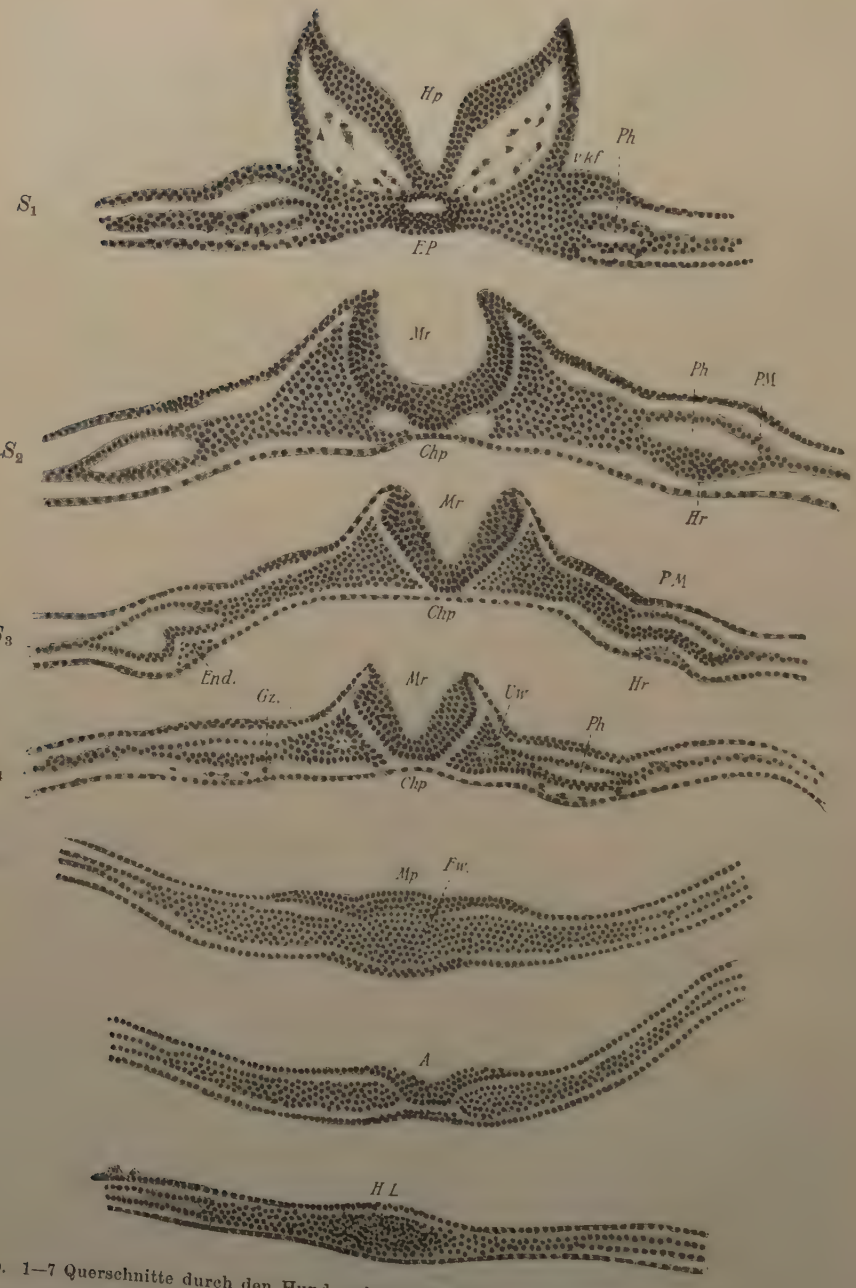



Fig. 89. 1—7 Querschnitte durch den Hundeembryo, Fig. 83. Die Nummern neben den Leitstrichen, Fig. 83, geben die Lage der Schnitte im Embryo.
*Ep* = Ergänzungsplatte; *v.kf* = vordere Keim- oder Begrenzungsfalte; *Ph* = Parietalhöhle; *Mr* = Medullarrinne; *Mp* = Medullarplatte; *Hp* = Hirnplatte; *A* = Aftermembran; *HL* = ventrale oder Hinterlippe der Urmundrinne; *Chp* = Chordaplatte; *Hr* = Herzplatte; *PM* = Dach der Parietalhöhle; *Gz.* = Gefäßzellen; *End.* = Endothel des Herzens; *Uw* = Urwirbel; *Ew.* = Endwulst oder Kaudalknoten. Vergr. etwa 100 : 1.

Hinter dem ersten Paare bilden sich parallel der weiteren Ausbildung der Neuralrinne bzw. des Neuralrohres die übrigen bis zur Schwanzspitze. Kopfwärts vor dem ersten Urwirbelpaar liegt der lockere Mesoblast der Kopfplatten. Nach Schluß und Gliederung des Neuralrohres liegt das erste Paar rechts und links vom Rhombencephalon hinter der Anlage des Gehörorganes (Fig. 109 u. 110).

Die laterale, zuerst unvollkommene, später scharfe Abgrenzung der Urwirbel ist aus Fig. 101 ersichtlich. Aus der Urwirbelwand ausgeschaltete Zellen füllen das Myocöl bald wieder, und die Gesamtheit dieser Zellen bildet dann den Urwirbelkern. Schon nach Abgliederung von etwa einem halben Dutzend Urwirbelpaaren wird die dorsale Wand der älteren Urwirbel epithelial und grenzt sich dadurch schärfer gegen den Urwirbelkern und die übrige Urwirbelwand ab (Fig. 98). Darauf tritt, an den ältesten Urwirbeln zuerst, eine Lockerung in der Mitte der medialen Wand ein und liefert durch Auflösung der Urwirbelwände und des Urwirbelkernes ein aus vielgestaltigen, sich rasch vermehrenden Zellen bestehendes Mesenchym, auf dem die noch aus enggeschlossenen prismatischen Zellen bestehende obere Wand wie ein viereckiger Schachteldeckel liegt. Da aus ihr die Lederhaut des Rückens und die willkürliche Muskulatur hervorgeht, heißt sie Haut-Muskelplatte (Fig. 99).

In Längsschnitten durch Embryonen mit etwa einem Dutzend Urwirbelpaaren findet man alle Stufen der Urwirbelentwicklung und deren Umbildung von dem eben in Abgliederung begriffenen jüngsten kaudalen bis zu der Scheidung in Mesenchym und Haut-Muskelplatte in den kranialen Urwirbeln.

Das durch die Urwirbel gelieferte Mesenchym breitet sich ventral um die primitiven Aorten und um die Chorda aus. Es umhüllt gleichzeitig dorsal das Neuralrohr. So entsteht das einheitliche Rumpf- oder axiale Mesenchym. Es läuft kopfwärts jederseits in das noch immer sehr lockere, unsegmentierte Kopfmesenchym oder die Kopfplatte aus, die sich allmählich durch Zellvermehrung verdichtet. Schweifwärts hängt das Mesenchym der jüngsten Urwirbel mit dem noch unsegmentierten Mesoblast der Urwirbelplatten zusammen. Lateralwärts dringt es zwischen die Kanälchen des inzwischen entstandenen Exkretionsapparates ein und umhüllt sie als Mesenchym der Urniere.

Die peripheren Ränder der Hautmuskelplatten knicken sich ventralwärts stärker ein und produzieren Zellen, die sich unter Annahme von Spindelform in Gestalt flacher Platten unter dem Dach des Urwirbels ordnen. Sie bilden die erste Anlage der segmentalen willkürlichen Muskulatur, die Muskelplatten, Myotome oder Myomeren (Fig. 308). Der epitheliale Rest der Haut-Muskelplatte

lockert sich auf und wird zum Mesenchym der Haut-, Cutis- oder Dermalplatte (*δέρμα* = Haut). Sie liefert die Fascien und die Lederhaut des Rückens. Die inzwischen aus der Vereinigung der primitiven Aorten entstandene bleibende Aorta entsendet dorsalwärts zwischen den Haut-Muskelplatten und dem axialen Mesenchym die Segmentalarterien, welche auch das axiale Mesenchym in einzelne Segmente, die Sklerotome (*σκληρός* = hart) oder die Grundlagen für die späteren Wirbel, zerlegen (Fig. 316).

Es besteht somit vorübergehend durch die Scheidung der Urwirbel in die Cutisplatte, die Myotome und Sklerotome auch bei den Amnioten bis herauf zum Menschen eine metamere (*τὰ μετάμερη* = die aufeinanderfolgenden Teile) Anlage der Cutis, der Muskulatur und des Achsenskeletes.

Durch die Cölombildung ist der ventrale Mesoblast in den parietalen und visceralen Mesoblast zerlegt worden. Die bindegewebige Rumpfwand wird durch Mesenchymzellen des parietalen Mesoblasts gebildet, die sich mit dem axialen Mesenchym und der Cutisplatte vereinigen und so die bindegewebige Grundlage der seitlichen Leibeswände bilden. An den Stellen der späteren Extremitätenanlagen findet sich dichteres, in lebhafter Vermehrung begriffenes, ebenfalls von dem parietalen Mesoblast geliefertes Mesenchym aufgestapelt.

Die oberflächliche Zellschicht des Mesenchyms der Urniere wird Cölomepithel, das Mesenchym der Urniere liefert das Urnierenblastem und verbindet sich mit dem axialen Mesenchym.

Der viscerale Mesoblast bildet die Wandung des Darmes und seiner Anhangsdrüsen, indem er sich in das Darmmesenchym und die glatte Muskulatur des Darmes sondert. Das Darmmesenchym wird durch Wucherung der zwischen den Gefäßanlagen übrig bleibenden Zellen des visceralen Mesoblasts gebildet und erhält vom axialen Mesoblast her Zuwachs.

Das Achsenskelet besteht nun aus der Chorda dorsalis, aus dem axialen Mesenchym des Rumpfes und aus dem noch sehr lockeren Mesenchym des Kopfes.

## 5. Die Anlage des Herzens.

Meist gleichzeitig mit der Abgrenzung des ersten Urwirbelpaares entsteht (Hund, Schaf) die Parietalhöhle und die Anlage des Herzens. Auf Fig. 77 *A* bemerkt man rechts und links in der Parietalzone eine Mesoblastverdickung, den Herzwulst. Eine weitere

Mesoblastverdickung umgibt als mondsichelförmige Trübung das Hinterende des Embryos (Fig. 76 *A* u. 77 *A*). In dieser entsteht beim Hunde die erste Spur des Exocöls. Ich nenne sie deshalb C ö l o m w u l s t.

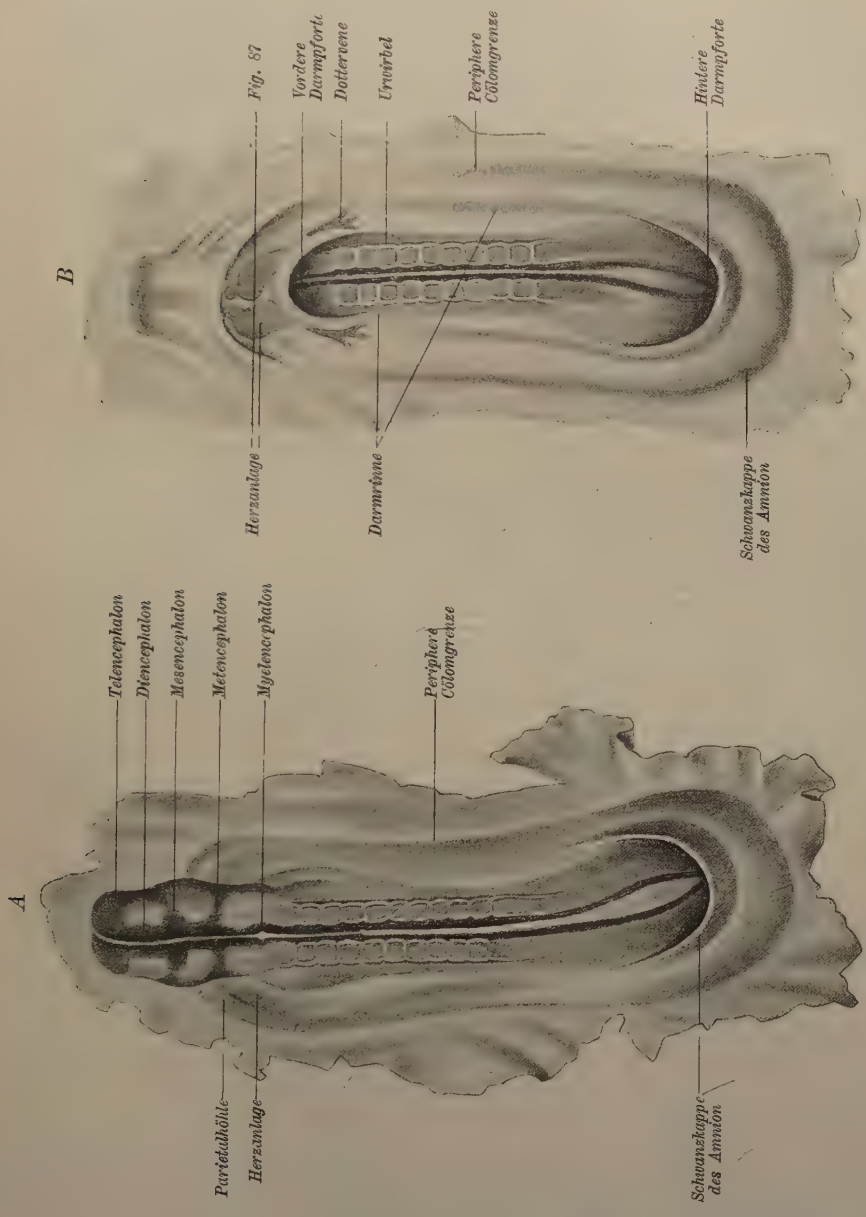



Fig. 90 *A* und *B*. Hundeembryo mit Neuralrohr, 10 Urwirbelpaaren, vorderer und hinterer Darmbucht, Darmrinne, primitiver Hirngliederung, Herzanlage und Schwanzkappe des Amnion. Vergr. etwa 15:1.

Im Herzwulst entsteht eine das Kopfende hufeisenförmig umrahmende Spalte, die P a r i e t a l h ö h l e, deren aufgetriebene Schenkel bald besonders deutlich sind (Fig. 83). Sie hängt ursprünglich mit dem

Cölom nach hinten zusammen. Lateral ist sie durch eine Mesoblastbrücke gegen das Exocöl abgeschlossen (Fig. 92 und 93). Aus den Wänden der Parietalhöhle entsteht das Herz und der Herzbeutel.

Die in der Parietalzone gelegene hufeisenförmige Parietalhöhle müßte bei einem vollkommen in der Fläche der Keimblase ausgebreiteten Embryo vor dessen Kopfende liegen (wie man das an manchen Embryonen von Meroblastiern sieht). Durch die zwischen Kopfende und Parietalhöhle einspringende Kopffalte wird die Parietalzone aber bei Amnioten sehr bald unter den Kopf verlagert. Betrachtet man einen solchen Embryo (Fig. 83 *B* und 90 *B*) von der Bauchseite, so kann man hinter der Umschlagstelle der Kopffalte

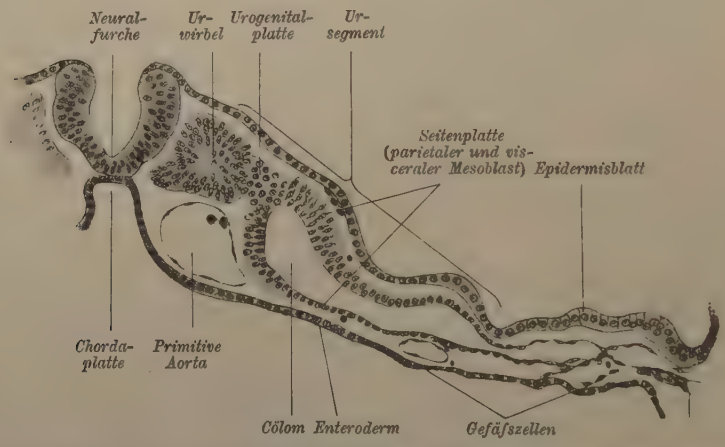



Fig. 91. Querschnitt durch den sechsten Urwirbel eines Hundeembryos mit 10—11 Urwirbelpaaren. Vergr. etwa 100 : 1.

durch die vordere Darmpforte in die vordere Darmbucht sehen. Etwas später entsteht auch am hinteren Leibesende die durch die hintere Darmpforte zugängliche hintere Darmbucht (Fig. 90 *B*). Die bogenförmigen Ränder der blindsackförmigen vorderen und hinteren Darmbucht gehen in die Seitenränder der noch rinnenförmigen mit der Dottersackhöhle kommunizierenden Darmrinne über. Die Wandung der Darmrinne setzt sich in die Wand der Keimblase fort.

Beide Darmbuchten vertiefen sich rasch. Ihre Ränder wachsen sich in der ventralen Medianlinie entgegen und verwachsen unter dem Kopfe miteinander. Dadurch werden auch die zuerst rechts und links neben dem Kopfe in der Wand der vorderen Darmpforte gelegenen Schenkel der Parietalhöhle ventral verlagert und einander unter dem Kopfe bis zur Berührung genähert (Fig. 90 *B*, 92, 93, 94).

Auch die medialen Wände der Parietalhöhle verwachsen dann unter Schwund des Enteroderms an der Berührungsstelle (Fig. 94) miteinander in der Richtung von vorn nach hinten. Dadurch wird nicht nur die

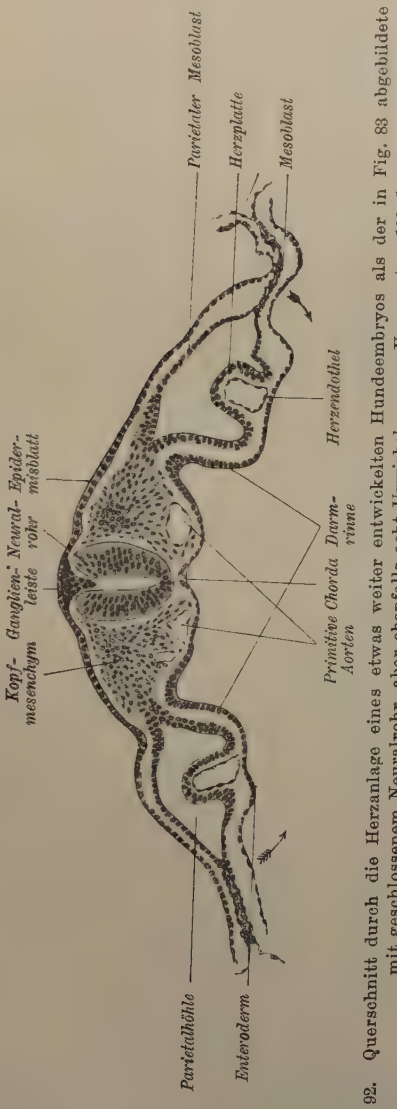



Fig. 92. Querschnitt durch die Herzanlage eines etwas weiter entwickelten Hundeembryos als der in Fig. 83 abgebildete mit geschlossenem Neuralrohr, aber ebenfalls acht Urwirbelpaaren. Vergr. etwa 100:1.

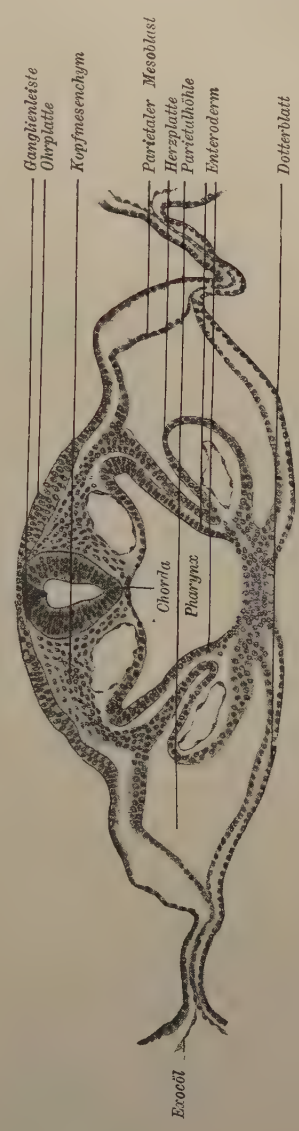



Fig. 93. Querschnitt durch die Herzanlage des Hundeembryos in Fig. 90. Vergr. etwa 100:1.

Brustwand gebildet, sondern im weiteren Verlaufe der Verwachsung auch die Darmrinne in der Richtung von vorn nach hinten fortschreitend geschlossen. Durch den in kaudokranialer Richtung sich abspielenden Verschluß der hinteren Darmpforte wird die offene Darmrinne

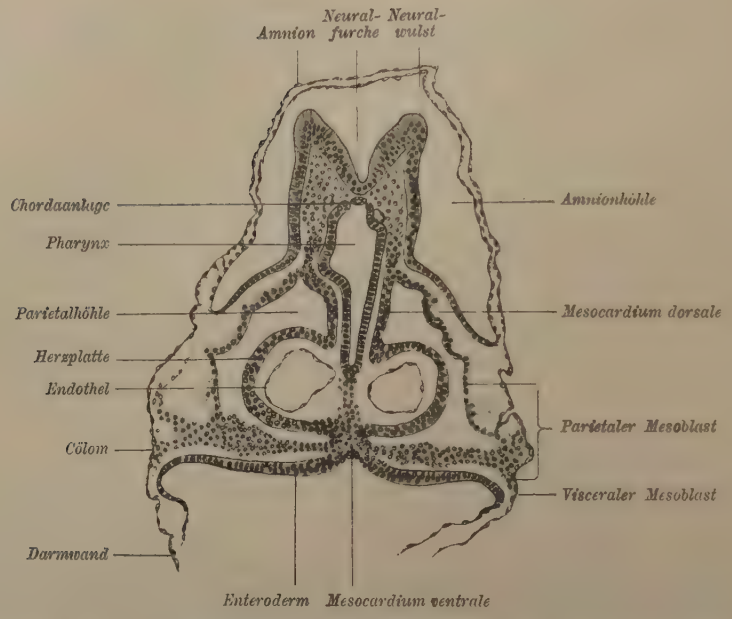



Fig. 94. Querschnitt durch die Herzanlage eines Schafembryos mit noch offener Neuralfurche und 8 Urwirbelpaaren. Vergr. etwa 100 : 1.

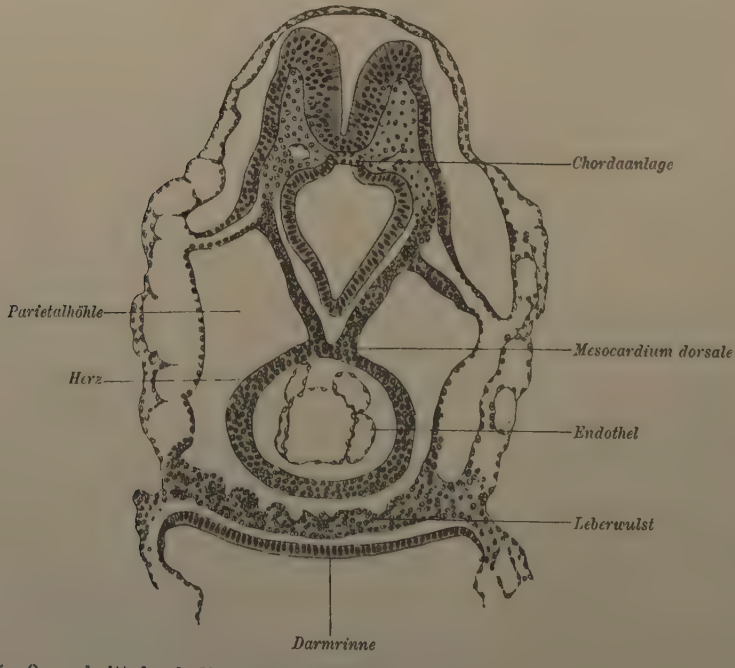



Fig. 95. Querschnitt durch die Herzanlage eines Schafembryos mit 10 Urwirbelpaaren. Vergr. etwa 100 : 1.

immer kürzer und ihre Kommunikation mit der Keimblasenhöhle immer enger (Fig. 111).

Noch während die Schenkel der Parietalhöhle lateral vom Kopfe liegen, kann man an ihr (Fig. 89 $S_2$, $S_3$ und $S_4$) ein Dach aus parietalem Mesoblast und einem Boden aus dickerem visceralen Mesoblast, die Herzplatte, unterscheiden. Diese enthält das Material für die Herzwand (Fig. 93, 94 und 95). Die schon in Figur 89 $S_3$ und $S_4$ unter der Herzplatte bemerkbaren Zellen, die Gefäßzellen, schließen sich zur Endotheltapete des Herzens zusammen.

Die Herzanlage ist also eine paarige, und man erkennt auch noch während der Verwachsung der Darmfalten im Querschnitt die beiden Schenkel der Parietalhöhle nebst den von ihnen umschlossenen rinnenförmigen Herzanlagen und ihren Endothelschläuchen (Fig. 94).

Die beide Herzhälften noch trennende Scheidewand besteht dann aus dem Reste der schon in Auflösung begriffenen Enterodermplatten und der in ein oberes und unteres Herzgekröse oder Mesocardium (μέσος = mitten, καρδία = Herz) dorsale und ventrale umbiegenden Herzwand.

Nach Schwund dieser Scheidewand vereinigen sich die beiden rinnenförmigen Herzplatten durch Verwachsung zu einem spindelförmigen Herzschlauch. In gleicher Weise bilden die ursprünglich getrennten Endothelröhren den Endothelschlauch. Nun liegt nach Schwund des ventralen Mesocardiums das Herz in der einfachen Parietalhöhle (Fig. 95), die sich in die ventrale Herzbeutelhöhle und dorsale Pleurahöhle teilt.

Die Wand des Herzschlauches liefert in Gestalt langgestreckter Zellen die Herzmuskulatur, das Myocardium (μῦς = Muskel, καρδία = Herz). Aber noch ehe die Herzwand aus Muskelfasern besteht — beim Hühnchen am dritten Bebrütungstage — bemerkt man am Herzen schon regelmäßige Kontraktionen.

Das vordere Ende des spindelförmigen Herzschlauches bildet den kurzen unpaaren, unterhalb der vorderen Darmbucht kopfwärts verlaufenden Truncus arteriosus, der sich in die Arterien der Schlundbogen gabelt. Mit seiner Wand verwächst die kraniale Wand der Herzbeutelhöhle. In das Kaudalende des Herzens entleeren die beiden Dottersackvenen ihr Blut.

Bei den niederen Wirbeltieren (Rundmäulern, Selachiern, Ganoiden und Amphibien) legt sich das Herz nicht paarig, sondern als primitiver Herzschlauch in Form eines einfachen Rohres an. Bei den Amnioten führte die zunehmende Dottermasse zu einer flächenhaften Ausbreitung der Keimhaut und zur paarigen Herzanlage, die erst sekundär mit der Vereinigung der ventralen Kopfdarmwände zur unpaaren Herzanlage verschmilzt. Zwar wurde die Dottermasse in den Eizellen der über den Monotremen stehenden Säuger wieder bedeutend reduziert, aber die paarige Herzanlage deutet auch bei ihnen auf dotterreichere Eier ihrer Vorfahren hin.

## 6. Die Vor- und Urniere.

Bei den Amnioten legen sich nacheinander drei Harndrüsen an: die Vorniere, Pronephros, die Urniere, Mesonephros, und die Nach- oder Dauerniere, Metanephros (*νέφρος* = Niere, *πρό* = vor, *μέσος* = in der Mitte, *μετά* = nach).

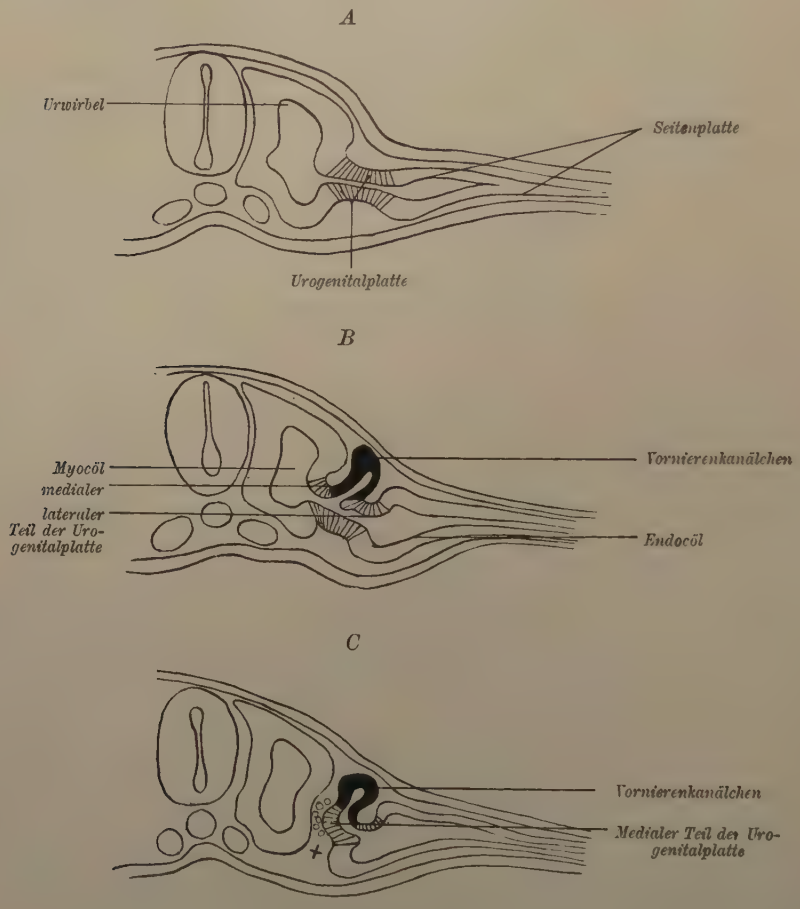



Fig. 96 *A*, *B*, *C*. Drei Schemas zur Bildung der Vorniere, nach Felix.

Bei den Anamniern funktioniert nach Rückbildung der Vorniere die Urniere auch im fertigen Organismus zeitlebens als Harnorgan. Bei den Amnioten werden diese beiden Harndrüsenformen zwar angelegt, sind aber als Harnorgane funktionslos. Sie werden durch die Dauerniere ersetzt und bilden sich mehr oder weniger vollständig zurück.

In dem Grundprinzipe ihres Baues stimmen die Vor- und Urniere

miteinander überein, sofern sich ihr Drüsenkörper aus einzelnen quer verlaufenden Harnkanälchen zusammensetzt.

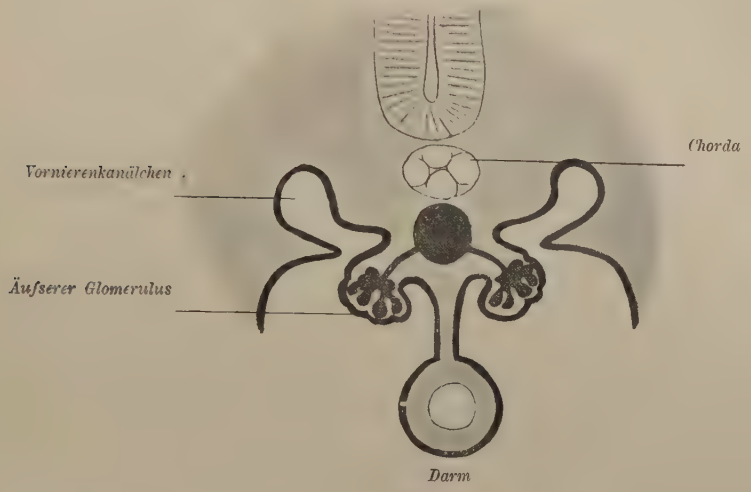



Fig. 97 *A*. Schema zur Bildung des äußeren Glomerulus der Vorniere bei Amphibien.

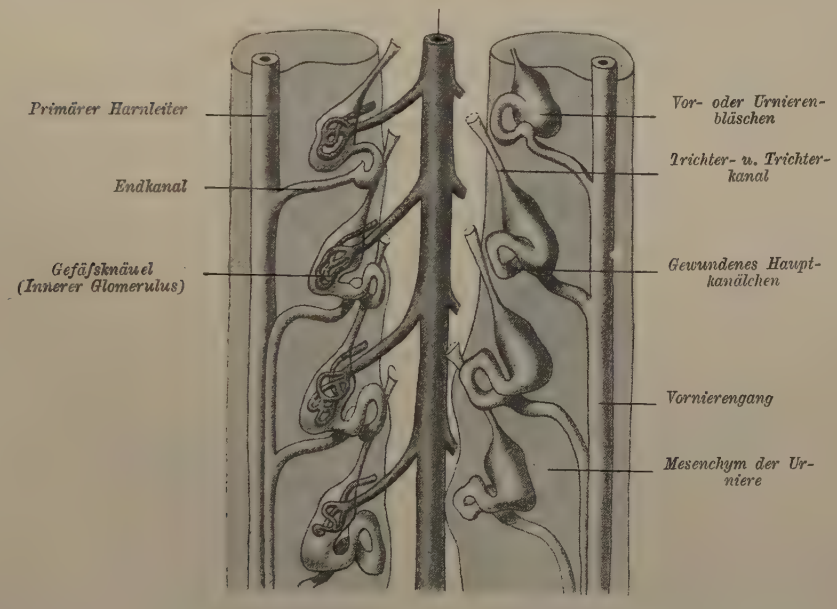



Fig. 97 *B*. Schema einiger Urnierensegmente eines männlichen Embryos eines Selachiers (Pristiurus nach C. Rabl.

Je nach ihrer Zugehörigkeit zur Vor-, Ur- oder Nachniere werden die Harnkanälchen als Vor-, Ur- oder Nachnierenkanälchen bezeichnet. Die Vornierenkanälchen münden in einen längsverlaufenden

Kanal, den Vornierengang. Er wächst frei nach hinten weiter, nimmt nach Rückbildung der Vorniere die Urnierenkanälchen auf und leitet jetzt als Urnierengang oder primärer Harnleiter den Harn entweder in die Kloake oder bei deren Fehlen dicht hinter dem After nach außen ab.

## Die Vorniere.

Die Harndrüsen mit ihren Ausführungsgängen sind mesoblastische Bildungen. Ihre Anlage ist namentlich bei Haien und Rochen sehr übersichtlich und kann als Ausgangspunkt für das Verständnis der weniger klaren Verhältnisse bei den höheren Wirbeltieren benutzt werden. Als erste Anlage der Vorniere findet man bei den Selachiern an dem durch das Cölom gespaltenen Mesoblast beiderseits zwischen Urwirbeln und Seitenplatten die Urogenitalplatte (*οἶρον* = Harn), (Fig. 96 *A*, *B*, *C*). Da die Ursegmente, d. h. die Urogenitalplatten sowie die zugehörigen Urwirbel und Mittelplatten deutlich metamer sind, so kann man auch von metameren Harndrüsenanlagen, Nephromeren oder Nephrotomen sprechen. Die Harnkanälchen entstehen aus Ausstülpungen des parietalen Mesoblasts der Urogenitalplatte (Fig. 96 *B*) und kommunizieren durch kleine trichterförmige Spalten, die Trichter oder Nephrostome (*νέφρος* = Niere, *στῶμα* = Mündung) mit dem Endocöl. Dann trennt sich die Urogenitalplatte von dem Urwirbel vollkommen ab (Fig. 96 *C*). Da die Harnkanälchen außerhalb des von den Seitenplatten umwandeten Endocöls entstehen, liegen sie von Anfang an zwischen Urwirbeln und Cölom und später retroperitonäal. Sie verlängern sich, schlängeln sich und vereinigen sich, mit ihren blinden Enden verwachsend, zum Vornierengang (Fig. 97 *B*).

Zu diesem Exkretionsapparat gesellen sich noch die mit der Wasserausscheidung betrauten Filtrationsapparate, die Glomeruli oder Gefäßknäuel. Ein Glomerulus entwickelt sich entweder außerhalb des Harnkanälchens im visceralen Mesoblast der Urogenitalplatte rechts und links von der Aorta, von der seine Blutgefäße gespeist werden, und ragt dann dem Nephrostom gegenüber als äußerer Glomerulus (Fig. 97 *A*) frei in das Cölom herein. Oder er wird als innerer Glomerulus in die erweiterte Strecke eines Harnkanälchens in einiger Entfernung von dessen Nephrostom in das Vor- oder Urnierenkämmerchen oder -Bläschen eingestülpt (Fig. 97 *B*).

Nun unterscheidet man an jedem Vornieren- und später auch an jedem Urnierenkanälchen folgende Strecken: 1. Die Nephrostome oder Trichter mit dem Trichterkanal, 2. die mittlere Strecke oder das Vornierenkämmerchen oder -bläschen mit dem durch ein aus der Aorta kommendes Gefäß gespeisten Glomerulus und 3. das in den

Vornierengang mündende Endstück oder das Hauptkanälchen. Schon bei manchen Selachiern verliert die erste Strecke ihre Verbindung mit der Leibeshöhle. Sie schwindet in der Folge, während die

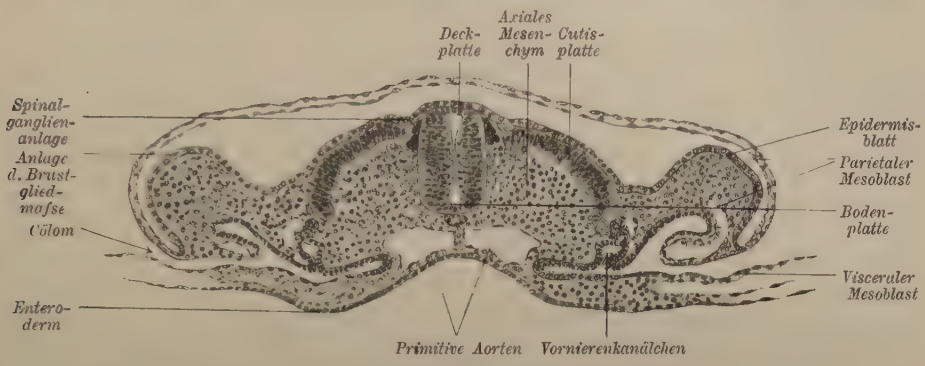



Fig. 98. Querschnitt durch den sechsten Urwirbel eines Hundeembryos, Fig. 108, mit 19 Urwirbelpaaren. Vergr. etwa 100 : 1.

Fig. 99. Die in Fig. 98 abgebildete Vornierenanlage vom Hunde, stärker vergrößert. Vergr. etwa 300 : 1.

Strecken 2 und 3 namentlich durch Längenzunahme und Schlängelung des Hauptkanälchens eine weitere Ausbildung erfahren.

Diese klaren Verhältnisse verwischen sich bei den Amnioten und bei dem Menschen, weil die Anlage der Vorniere mehr oder minder rudimentär wird und nur der Bildung ihres Ausführungsganges wegen,

der, wie wir sehen werden, auch als Ausführungsgang der Urniere funktioniert, nötig ist.

Die kurze Zeit des Bestehens der Vorniere und ihre frühe mit der Anlage der Urniere sich zeitlich verquickende Rückbildung erschweren die scharfe Sonderung beider Anlagen.

Die Anlage der Vorniere geschieht bei Reptilienembryonen mit ca. 6—10, bei Vogelembryonen mit etwa 8—9 und bei Säugerembryonen (Kaninchen, Hund, Schaf) mit 5—6 Ursegmentpaaren.

Die Anlage der Vorniere erstreckt sich bei Reptilien im Gegensatze zu den Selachiern, bei denen sie die ganze Körperhöhle durchzieht, nur vom 5. bis höchstens 12., bei Vögeln vom 4. bis 15., bei Säugetieren vom 5. bis 10. Ursegment. Es kommt namentlich im vorderen Teile der Anlage — der hintere bleibt vielfach ganz rudimentär — zur Bildung kleiner, dorsalwärts gerichteter und nach hinten gekrümmter Kanälchen. Ihre Enden verwachsen miteinander zum Vornierengange, während ihr an das Cölom angrenzender Teil durch feine Spalten, rudimentäre Nephrostome, sich in dieses

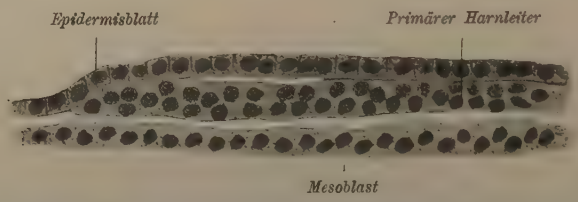



Fig. 100. Sagittalschnitt durch einen Schafembryo mit 12 Ursegmentpaaren von 17 Tagen und 5 Stunden nach der Begattung. Anlagerung des freien Teiles des Vornierenganges im Bereiche des noch ungegliederten Mesoblasts an das Epidermisblatt. Vergr. etwa 200 : 1.

öffnen kann (Figur 99). Das distale Ende des Vornierenganges wächst als solider Strang zuerst frei zwischen Epidermisblatt und Mesoblast nach hinten aus. Dann legt sich sein Ende bei Säugetieren und Selachiern an das Epidermisblatt an und verschmilzt mit diesem (Fig. 100). Parallel dieser nach hinten fortschreitenden Verschmelzung lösen sich dann wieder die schon verschmolzenen Strecken von dem Epidermisblatt ab. Die zeitweilige Verbindung des Vornierenganges mit dem Epidermisblatt ist also immer nur eine sehr kurze und rückt immer weiter kaudalwärts.

Es ist strittig, ob der Vornierengang sich bei Säugetieren und Selachiern auf Kosten des Epidermisblattes nach hinten verlängert oder sich, ohne von ihm Material zu beziehen, nur an dieses anlegt. Nach meinen Erfahrungen ist ersteres beim Hunde der Fall, denn die durch zahlreiche Mitosen im Epidermisblatt gelieferten und dem Vornierengang angegliederten Zellen werden bei ihrer nachträglichen Lösung vom Epidermisblatt von der Membrana limitans prima wie von einer Basalhaut umhüllst.

Die vorübergehende Verbindung des primären Harnleiters mit dem Epidermisblatt wird als Beweis dafür gedeutet, daß die Vornierenkanälchen und später ihr Sammelgang ursprünglich auf der Körperoberfläche gemündet haben.

Erst nach Rückbildung der Vornierenkanälchen und nach begonnener Anlage der Urniere, also ganz verspätet, bilden sich bei Vögeln (z. B. Huhn, Dohle) und bei gewissen Säugetieren (z. B. Maulwurf und Mensch) beiderseits äußere Vornierenglomeruli, welche nachträglich jederseits zu einem einzigen Glomerus verschmelzen können. Nach dem Schwund der Vorniere wird der primäre Harnleiter in den Bestand der Urniere hinübergenommen und weiter verwendet (siehe Entwicklung des Harngeschlechtsapparates).

Bei menschlichen Embryonen bestehen Vornierenrudimente in individuell wechselnder Ausbildung; diese können sich doppel- oder einseitig kürzere oder längere Zeit noch neben der Urniere erhalten.

## Die Urniere

zeigt nach Anlage, Ausbildung, Leistung und Dauer ihres Bestandes bei den Amnioten bedeutende Verschiedenheiten. Ihre Anlage beginnt

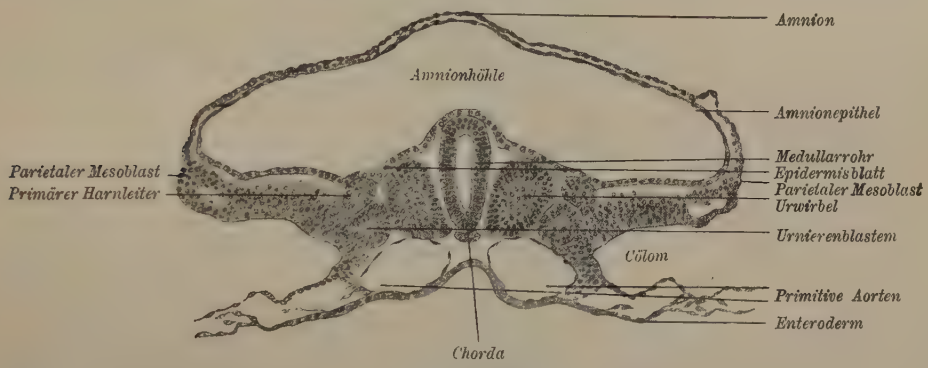



**Fig. 101.** Querschnitt durch das zehnte Urwirbelpaar eines Hundeembryos mit 17 Urwirbelpaaren. Vergr. etwa 100 : 1.

gleichzeitig mit der Rückbildung der Vorniere. Da nun die Vorniere, z. B. bei Amphibien, längere Zeit als bei den Embryonen der Amnioten besteht, so legt sich bei jenen die Urniere auch später an als bei diesen. Bei Reptilien und Vögeln bestehen Vor- und Urniere einige Zeit nebeneinander, und neben den sehr spät angelegten äußeren Vornierenglomerulis findet man zahlreiche Urnierenglomeruli.

Bei den Amnioten erscheint die Urniere, noch ehe der Vornierengang die Kloake erreicht hat (so z. B. bei Vögeln am dritten Bebrütungstage, bei Kaninchen- und Schafembryonen von 5—5,5 mm Länge, bei Hunde- und Schweineembryonen mit 10—12 Paar Urwirbeln von 4,5—5 mm und bei menschlichen Embryonen von 2,6—3 mm Länge) und zeigt die höchste Ausbildung bei Huhn und Ente am 8. bis 9. Bebrütungstage, bei Kaninchenfeten von 18—20 mm, bei Hunde-, Schweine- und Schafembryonen von 10—12 mm und bei menschlichen Embryonen von etwa 7 mm Nackensteißlänge.

Die kaudal von der Vornierenanlage gelegenen, zur Urnierenbildung verwendeten Urogenitalplatten hängen ursprünglich mit den Urwirbeln

und Seitenplatten zusammen, lösen sich dann aber in der Richtung von vorn nach hinten, wie bei der Vornierenanlage, zuerst von den Urwirbeln und bilden dann im Bereiche der Urwirbelreihe jederseits segmentale, verdickte rundliche Zellenanhäufungen, das Urnierenblastem (Fig. 101). Dieses läuft kaudal, in dem noch nicht in Urwirbel gegliederten Embryonalgebiet, in eine relativ dicke und im Gegensatze zu den Anamniern solide Urogenitalplatte aus. Bald trennen sich die rundlichen Zellenklumpen des Urnierenblastems auch von der Mittelplatte und formieren einen Strang mit kugelförmigen, hintereinander gelegenen Auftreibungen. Nun grenzt das Urnierenblastem medial an die Urwirbel, dorsolateral an den primären Harn-

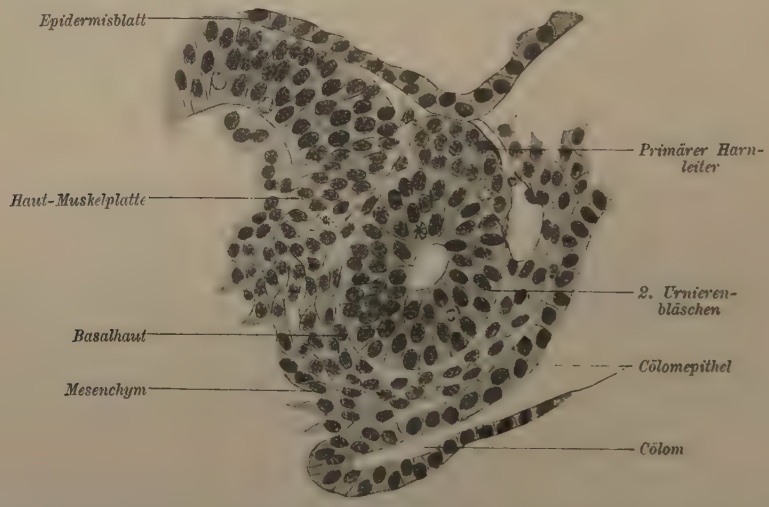



Fig. 102. Querschnitt durch das zehnte Urwirbelpaar eines Hundeembryos mit 19 Urwirbelpaaren, Fig. 103. Vergr. etwa 300 : 1.

leiter, lateral an die Seitenplatten oder nach seiner Trennung von diesen an die inzwischen entstandenen Mittelplatten. Kranial stößt es an etwa noch vorhandene Vornierenreste.

Nach der Lösung von den Seitenplatten zerfällt das Urnierenblastem auch der Länge nach in metamere, je zu einem Ursegment gehörige Zellkugeln mit (bei Schaf und Hund sehr deutlichen) radiär gestellten geschichteten Zellen.

Von den bei niederen Wirbeltieren an Stelle des Urnierenblastems mehr oder weniger deutlichen, als Cölomausstülpung entstehenden Kanalanlagen und ihren Nephrostomen finden sich bei den Amnioten nur im vorderen Gebiete der Urnierenanlage verwischte, nach meinen Erfahrungen sogar individuell schwankende Spuren in Gestalt feiner seitlicher, aus dem Cölom in die sonst soliden Zellenkugeln einspringender, aber sehr schnell verschwindender Spalten (Hund, Schaf).

Die Zellkugeln des Urnierenblastems bilden sich nun unter Abplattung ihrer hintereinander gelegenen Kontaktflächen zu den Urnierenbläschen (Fig. 102) und dann zu kurzen gewundenen Kanälchen um. Diese legen sich mit ihren dorsalen Enden dem Vornierengang an und verschmelzen mit ihm. Dadurch wird der Vornierengang zum Urnierengang oder primären Harnleiter, an welchem man das vordere, die immer zahlreicher werdenden Urnierenkanälchen aufnehmende Gebiet, als Sammelgang von dem bei den Amnioten frei zwischen Mesoblast und Epidermisblatt zur Kloake hin gewachsenen Stücke oder dem Endabschnitt des primären Harnleiters unterscheidet.

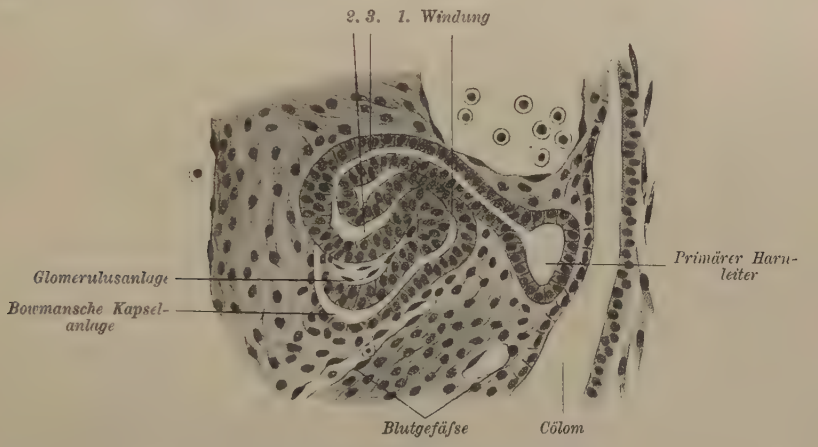



Fig. 103. Querschnitt durch die linke Urnierenanlage eines Hundes mit 26 Urwirbelpaaren. Anlage des Glomerulus. Vergr. etwa 300:1.

Nach vollkommener Lösung vom Epidermisblatt verwächst das hintere Ende des primären Harnleiters mit der lateralen Wand der Kloake und öffnet sich in diese (menschliche Embryonen von 4,2 mm Länge, Schafembryonen von 7 mm Länge). Der primäre Harnleiter wächst schneller kaudalwärts, als die Segmentierung nach hinten fortschreitet. Sein Hinterende liegt bei Embryonen mit mehr als 14 Ursegmentpaaren stets im Bereiche des noch unsegmentierten Mesoblasts. Seine Lichtung tritt bei Mensch, Hund und Schaf an verschiedenen Stellen gleichzeitig auf. Durch Zusammenfluß dieser und der noch kranial und kaudal sich anschließenden Spalten wird der solide strangförmige primäre Harnleiter zum Rohr.

Die bei niederen Wirbeltieren vielfach deutliche metamere Anordnung der Urnierenkanälchen ist bei den Amnioten meist verwischt; doch finde ich bei einem menschlichen Embryo von 6,5 mm Nackensteißlänge die voneinander sehr gut abgrenzbaren Urnierenkanälchen in Übereinstimmung mit anderen Autoren deutlich metamer angeordnet.

Noch ehe die Anlagen der Urnierenkanälchen mit dem primären Harnleiter verschmelzen, ändert sich die Dicke ihrer epithelialen Wand, sofern ihr Anfangsstück durch flache Zellen, ihre übrige Wand aber durch hohes Prismenepithel gebildet wird. Das dünnwandige blinde Anfangsstück, die Bowmansche Kapsel, enthält später den Glomerulus. Um die Urnierenbläschen und den noch soliden primären Harnleiter herum bemerkt man an guten Schnitten eine deutliche Basalhaut

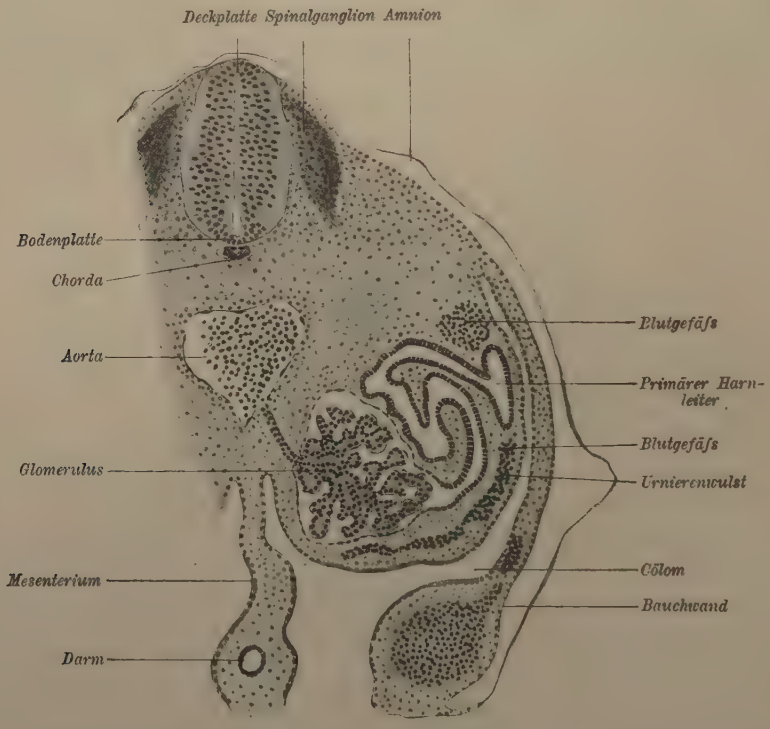



Fig. 104. Querschnitt durch die Urnierenanlage eines Schafembryos von 21 Tagen und 1,5 cm Länge. Fertiger Glomerulus, etwa 30 Urwirbelpaare. Vergr. etwa 120:1.

(Fig. 102), die in der Folge zur Basalhaut der Urnierenkanälchen und des röhrenförmigen primären Harnleiters wird. Die Verbindung der Urnierenkanälchen mit dem primären Harnleiter erfolgt verhältnismäßig spät. Bei einem menschlichen Embryo von 4,25 mm Scheitelsteißlänge wurden nur die vorderen 14, bei einem ebensolchen von 8 mm Nackensteißlänge aber sämtliche Urnierenkanälchen in Verbindung mit dem primären Harnleiter gesehen.

Die Urogenitalplatte wird zur Bildung von Zellkugeln, Urnierenbläschen und Urnierenkanälchen verbraucht, die in den primären Harnleiter münden. Dadurch wird sein als „Sammelgang“ bezeichneter Teil

immer länger, sein freies, in die Kloake mündendes Endstück aber immer kürzer. Der kopfwärts gelegene Sammelgang der Vorniere ist inzwischen vollkommen zurückgebildet worden und verschwunden.

Die Glomeruli entstehen aus einem Haufen mesoblastischer Rundzellen. Das blinde Anfangsstück der Urnierenkanälchen flacht sich schöpflöffelartig ab, und in der Höhlung dieses doppelwandigen Löffels entsteht die Anlage der Glomeruli als Gefäßschlinge (Fig. 103). Das kubische Epithel, welches dem Glomerulus aufsitzt, wird zum

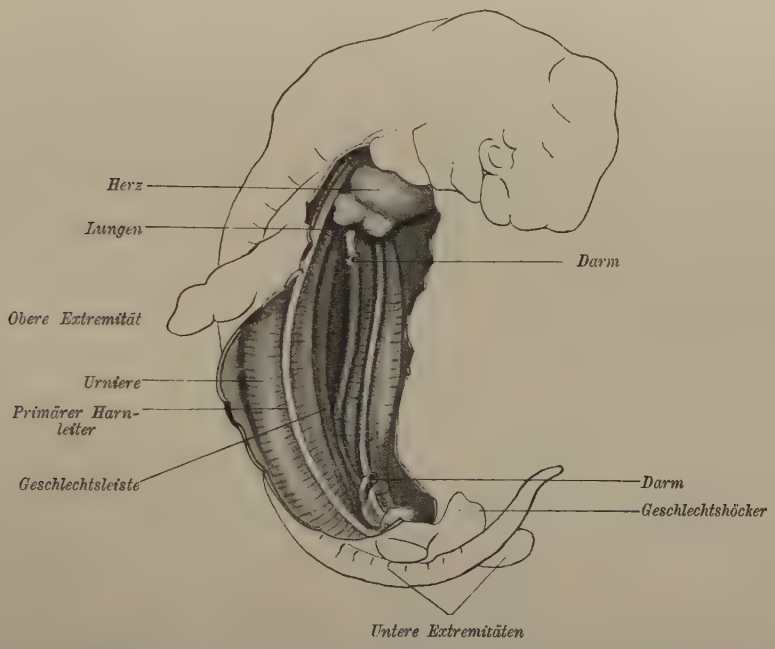



**Fig. 105. Schweineembryo von 1 cm Nackenbeckenlänge. Die Bauchdecken sind abgetragen. Ansicht der Urniere zur Zeit ihrer vollen Ausbildung. Vergr. etwa 8:1.**

visceralen!, das aus niedrigem Epithel bestehende, die untere Wand des Löffels bildende Blatt zum parietalen Teil der Bowmanschen Kapsel. Die Glomeruli treten erst nachträglich mit der Aorta durch ein Vas afferens in Verbindung. Ihr Vas efferens mündet in die Vena cardinalis posterior.

Die Anlage der Glomeruli geschieht schubweise in der Richtung von vorn nach hinten, so daß immer ganze Gruppen gleichzeitig auftreten.

Die ersten Glomeruli sind bei Menschenembryonen von 4 mm gefunden worden, bei solchen von 8 mm Nackensteißlänge sind sie im Bereiche der ganzen Urniere entwickelt. Bei 17 Tage 22 Stunden alten Schafembryonen von 5 mm Scheitelsteißlänge finde ich ganz auffallend große, aber noch blutleere Glomerulusanlagen. Bei einem 20 Tage alten Schafembryo von 6 mm Nackensteißlänge sind alle Glomeruli blut-

haltig, ebenso bei Hundeembryonen von 8 mm Länge. Bei 5 mm langen Hundeembryonen legen sie sich eben an. Die Glomeruli der verschiedenen Säugetierembryonen erreichen eine sehr verschiedene Größe. Bei Schaf- und Rinderembryonen von 10—14 mm Länge und menschlichen Embryonen von 15—18 mm Länge schwankt ihr Durchmesser anfänglich zwischen 0,04—0,065 mm, später zwischen 0,2—0,35 mm. Bei Schweineembryonen von 5—6 mm kann man die 0,5 mm großen Glomeruli mit bloßem Auge sehen. Relativ klein bleiben sie bei Hunde- und Katzenembryonen, in der Urniere der Maus fehlen sie gänzlich.

Mit zunehmendem Längenwachstum schlängeln sich die Urnierenkanälchen, und die dadurch verdickte Urniere bedingt den in die Bauchhöhle vorspringenden Urnierenwulst (Fig. 104).

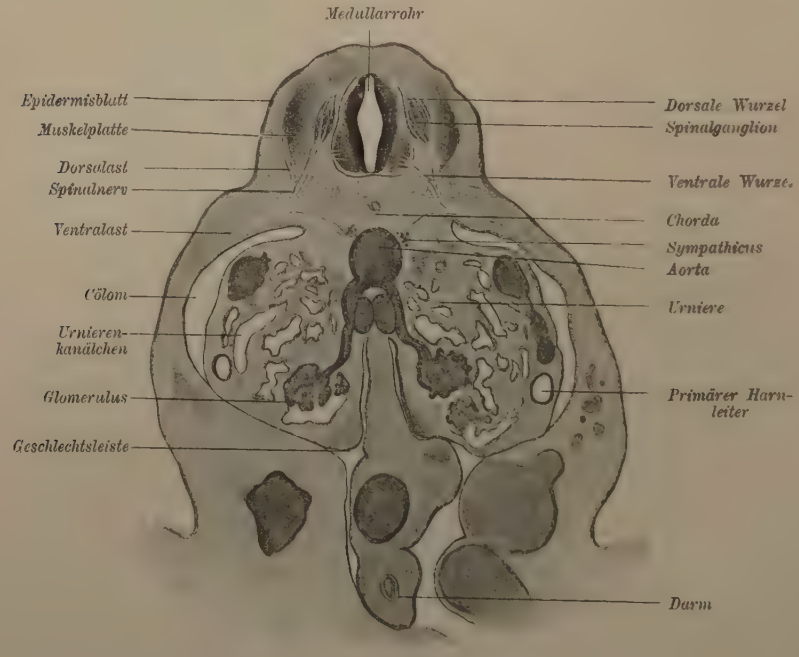



Fig. 106. Querschnitt durch den Pferdeembryo, Fig. 110. Vergr. etwa 15:1.

In einem Querschnitte durch den Urnierenwulst bemerkt man die Glomeruli, den primären Harnleiter und die anfänglich dreifach gewundenen Urnierenkanälchen in der aus Figur 103 und 104 ersichtlichen Anordnung. Die Kanalwindungen drehen sich dann so, daß der ventrale Abschnitt (Fig. 103, *1*) zum medialen, der dorsale (Fig 103, *3*) zum lateralen wird. Neben den Hauptkrümmungen entwickeln sich Nebenkrümmungen, welche das bisher klare Schnittbild verwirren (Fig. 106). In den ausgebildeten Kanälchen differenzieren sich alsbald einzelne Abschnitte durch wechselnde Weite und verschiedenen Epithelbelag. Der erste und zweite Abschnitt erweitert sich und wird zum

Tubulus secretorius, der dritte engbleibende Abschnitt zum Tubulus collectivus oder Sammelrohr. Dieses wird von kubischem Epithel, jenes von hohen mit Cilien bestandenen Prismenzellen bekleidet.

Die Bildung von sekundären Harnkanälchen durch Sprosse aus den schon vorhandenen primären Kanälchen war einstweilen nur beim Kaninchen, dem Schweine und dem Menschen bekannt. Ich finde sie auch beim Schafe. Mit der Bildung sekundärer Kanälchen nimmt die Zahl der Urnierenkanälchen und der Glomeruli beträchtlich zu.

Auf dem Höhepunkt der Entwicklung reichen die Urnierenwülste von der Lungenanlage bis ins kleine Becken (Fig. 105). Auf ihrer lateralen Seite verläuft der primäre Harnleiter. An der ventralen, das Darmgekröse flankierenden Fläche der Urniere bildet sich eine mehr oder minder deutliche Leiste, die Geschlechtsleiste, aus. Die Blutgefäße und das Kanalwerk der Urniere werden durch deren Mesenchym zusammengehalten. Die Oberfläche des Urnierenwulstes wird vom Cölomepithel überkleidet.

Die Rückbildung setzt an dem kranialen und kaudalen Ende der Urniere unter Vermehrung des Bindegewebes, fettigem Zerfall und Aufsaugung der Urnierenkanälchen ein. Ebenso gehen die Glomeruli zuerst im kranialen, später, meist erst nach vollkommener Rückbildung der Kanälchen, auch im kaudalen Gebiete der Urniere zugrunde.

Die Rückbildung beginnt bei menschlichen Embryonen von etwa 22 mm Länge und ist erst bei Embryonen von 15—16 Wochen beendigt. Viel rascher vollzieht sie sich bei Tieren. Urnierenreste können jedoch wechselnd lange Zeit bestehen.

## 7. Die Entwicklung des Kopfes und Gesichtes.

Die weitere Ausbildung des Kopfendes (siehe Fig. 83, 90 und 107) wird durch die Vertiefung der vorderen Grenzfalte und durch die weitere Ausbildung der Hirnanlage eingeleitet. Die Hirnbläschen sind von einer dünnen Mesenchymlage umgeben, die ganze Kopfanlage ist vom Epidermisblatt umscheidet. Unter dem Gehirnrohr liegt die Rückensaite und unter dieser das vordere Ende des Eingeweiderohres, d. h. der noch durch die Rachenhaut geschlossene Vorderdarm. Sein blindsackförmiges Ende wird später durch den quergestellten Stirnwulst (Fig. 113) von oben und durch die gleich zu erwähnenden Visceralbogen seitlich umschlossen. Unter dem Stirnwulst und über dem ersten Visceralbogenpaar bemerkt man eine quergestellte taschenförmige Einsenkung, die primitive Mundbucht (Fig. 108).

Das erste Hirnbläschen treibt, ehe es sich in zwei hintereinander gelegene Abschnitte gliedert, rechts und links eine blasenförmige Aus-

buchtung, die ersten Anlagen des Sehorganes oder die primitiven Augenblasen mit den hohlen Augenblasenstielen (Fig. 108, 109 und 111).

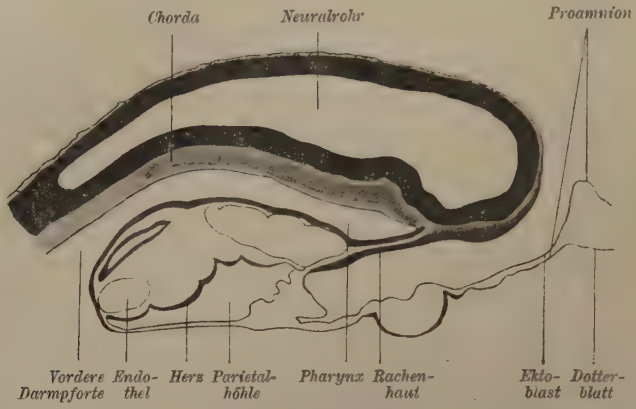



Fig. 107. Medianschnitt durch einen Dohlenembryo mit 12 Urwirbelpaaren. Vergr. etwa 150 : 1.

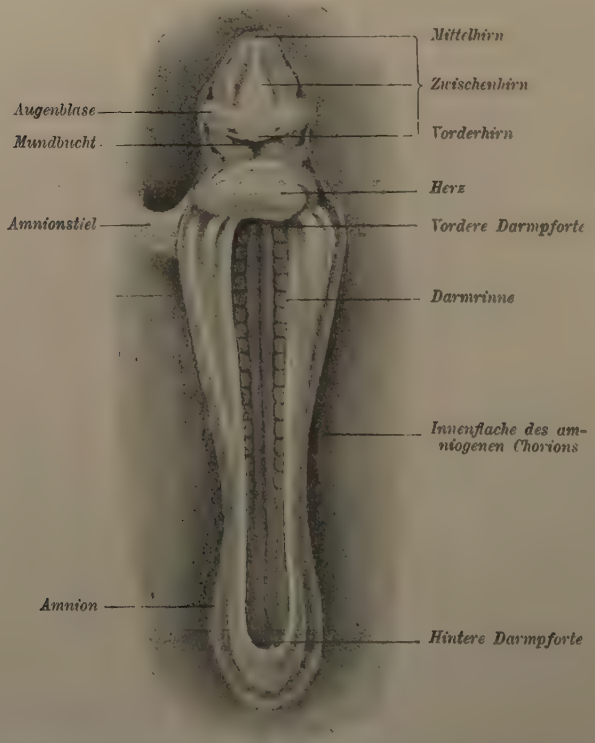



Fig. 108. Ventralansicht eines Hundeembryos mit 19 Urwirbelpaaren. Der untere Teil des Chorions und Dottersackes ist entfernt. Vergr. etwa 15 : 1.

Die von beträchtlicher Größenzunahme begleitete weitere Gliederung des Gehirnes bedingt auch die weitere Ausbildung des Hirnschädels mit gleichzeitiger Vergrößerung der ganzen Kopfanlage. Das überwiegende Längenwachstum der dorsal gelegenen Hirnteile, vor allem des Vorder- und Mittelhirns, veranlaßt sehr bald Krümmungen an dem ursprünglich gerade gestreckten Kopfe. Dadurch gelangt das Mittelhirn an den höchsten Punkt eines Bogens, dessen nasaler Schenkel durch das Vorder- und Zwischenhirn, dessen kaudaler Schenkel dagegen durch das Hinter- und Nachhirn gebildet wird (siehe Fig. 110). So entsteht der dem Gipfel des Mittelhirnes entsprechende Scheitelhöcker, vor welchem der Gesichtsteil des Kopfes tief ventralwärts eingebogen (Kopfbeuge) der Brust aufliegt. Hinter ihm setzt sich der Hirnteil des Schädels an einer durch den Nackenhöcker äußerlich

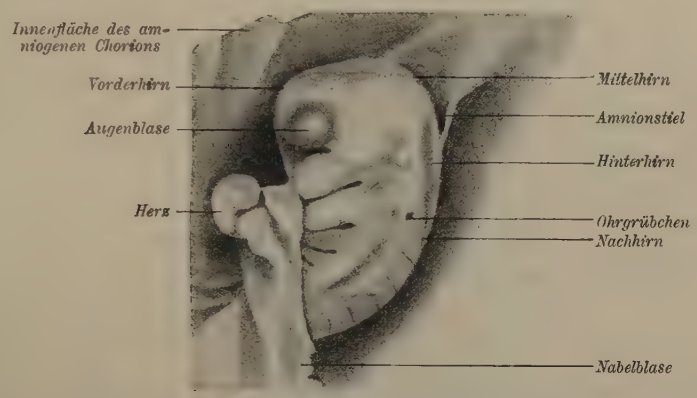



Fig. 109 Seitenansicht eines Hundeembryos von derselben Entwicklungsstufe wie Fig. 108 mit 20 Urwirbelpaaren. Vergr. etwa 15:1.

markierten Stelle, der Nackenbeuge, immer schärfer gegen den Rumpf ab. Durch die mit der Knickung des Kopfes gleichzeitige ventrale Einrollung des Embryonalleibes kommt das Kopfende vorübergehend in nächste Nähe des Schweifendes zu liegen (Fig. 110).

In nicht minder auffälliger Weise wird die Entwicklung des Gesichtsschädels durch die Beziehungen des Kopfes zu der in ihm gelegenen vorderen Darmhöhle und Mundbucht beeinflußt.

Die blind endigende vordere Darmhöhle setzt sich mit der Außenwelt in Kommunikation durch Bildung des Mundes und nach Anlage des Kiemenapparates oder des Visceralskeletes des Kopfes durch die Kiemenspalten.

Die Entwicklung des Visceralskeletes des Amniotenkopfes wird durch die respiratorische Leistung verständlich, welche der im Kopfe gelegene Abschnitt des Darmes, der Kopfdarm, nach Bildung des Kiemenapparates bei Fischen und Amphibien übernimmt.

Auch bei den luftlebenden Wirbeltieren wird dieser Apparat angelegt, aber, für das Luftleben nutzlos, nur zum Teile erhalten und neuen Funktionen angepaßt. Der Rest wird rückgebildet. Bei niederen wasserlebenden Wirbeltieren entstehen aus ihm die Kiemen-, Schlund- oder Visceralbogen und die sie trennenden Kiemen-, Schlund- oder Visceraltaschen sowie die Kiemenspalten und Kiemen.

Noch bei gestrecktem oder eben erst sich einbiegendem Kopfe bilden sich an der Innenwand des blindgeschlossenen Kopfdarmendes nacheinander in kraniokaudaler Richtung paarige, hintereinanderliegende blindsackförmige Ausbuchtungen des Enteroderms, die Schlundtaschen (Fig. 111). Sie vertiefen sich unter Verdrängung des in der Darmwand gelegenen Mesenchymes, bis sie an die Innen-

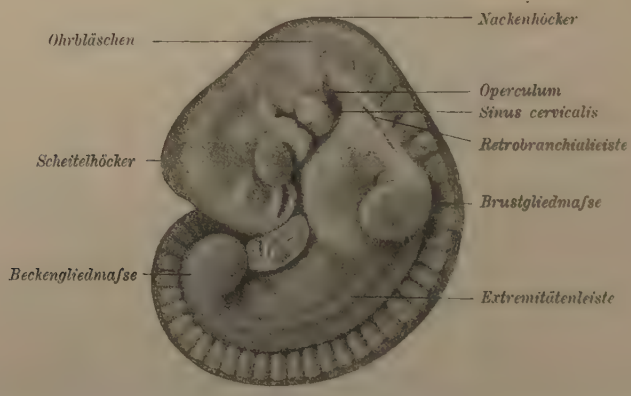



Fig. 110. Pferdeembryo von 1 cm Länge mit 48 Urwirbelpaaren, vom 28. Tage nach der letzten Begattung. Vergr. etwa 5 : 1.

fläche des Epidermisblattes heranreichen. Ihnen entsprechen äußere, seichtere, ebenfalls transversal gestellte Furchen (Fig. 109). Sie sind nicht durch Einstülpung, sondern durch Oberflächenerhebung ihrer Umgebung entstanden. Die aus einschichtigem Enterodem und Epidermisblatt bestehende Membrana obturatoria trennt die äußeren von den inneren Kiemenfurchen (Fig. 223). Durch Zerfall dieser Membranen können die Visceraltaschen in Spalten umgewandelt werden. Sie führen von außen in den Kopfdarm und heißen nun Kiemen-, Visceral- oder Schlundspalten. Zwischen diesen hintereinander auftretenden Furchen bilden sich durch Verdickung der Mesenchymwand spangenartig den Kopfdarm umgreifende, in kaudaler Richtung an Länge abnehmende Wülste, die Kiemen-, Schlund- oder Visceralbogen, in deren jedem bei voller Entwicklung je ein Blutgefäß, die Kiemenarterie, und je ein Kiemennerv verläuft. Die

Zahl dieser Bogen wechselt. Sie ist bei Anamniern vielfach eine größere als bei Amnioten, bei denen in der Regel nur vier äußerlich deutliche Visceralbogen erkennbar sind. Dagegen findet man bei

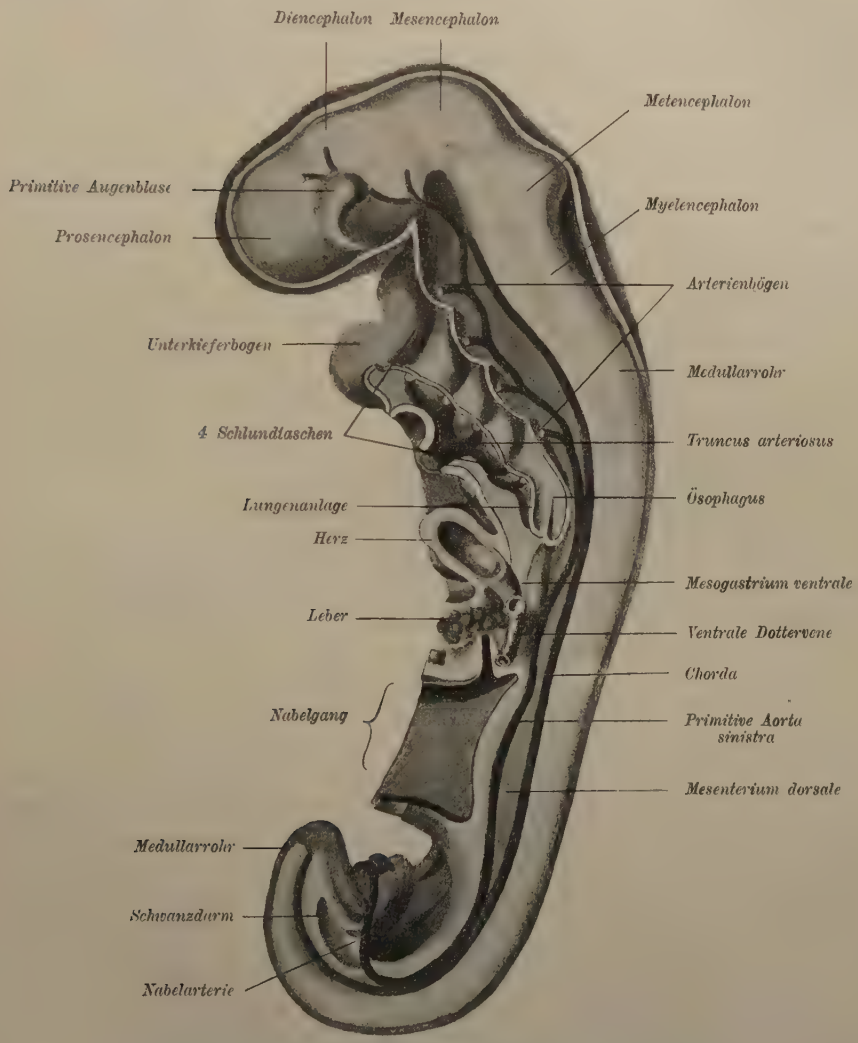



Fig. 111. Modell eines menschlichen Embryos von 18—21 Tagen, Nach His.

Betrachtung von innen vier bis fünf Schlundtaschen. Eine sechste beim Menschen und bei verschiedenen Säugetieren wenn auch nur vorübergehend bestehende Kiemenarterie spricht für das ursprüngliche Vorhandensein eines sechsten rudimentär gewordenen Visceralbogens.

Bei den wasserlebenden und durch Kiemen atmenden Wirbeltieren wird nach Ausbildung der Mundöffnung das durch den Mund in den Schlund- oder Kopfdarm eindringende Wasser durch die Kiemenspalten ausgestoßen und fließt an den, von den Kiemengefäßen gespeisten, sehr komplizierten und blutreichen Kiemenblättern, welche inzwischen an den Kiemenbogen entstanden sind, vorbei. Gleichzeitig wird die im Blute enthaltene Kohlensäure an das Atemwasser abgegeben und dafür Sauerstoff aus demselben aufgenommen.

Zeitlebens bestehen Kiemen bei den Fischen und bei den dauernd durch Kiemen atmenden Amphibien, bei letzteren und den Dipnoern (*δίπνοος* = doppelatmend) sogar mitunter neben Lungen. Man unterscheidet äußere oder Hautkiemen von inneren Kiemen. Beide finden wir einander ablösend bei jeder Froschlarve. Auf den dorsalen Enden der drei vorderen Kiemenbogen entsteht nämlich (Fig. 56 *C*)

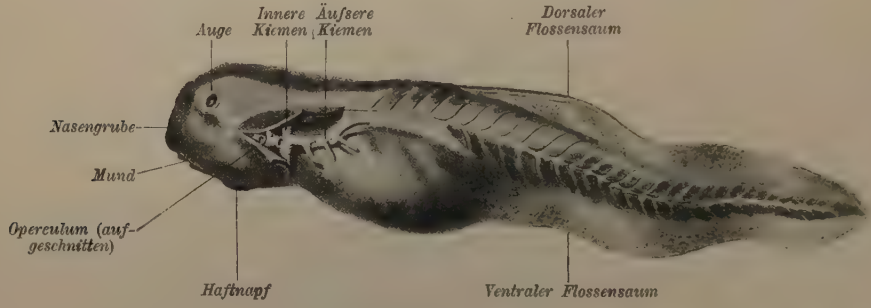



Fig. 112. Froschlarve nach den Modellen von F. Ziegler, etwas verändert. Vergr. etwa 22:1.

vor Eröffnung der Kiemenspalten zuerst je eine von dem Epidermisblatt bedeckte Mesenchympapille. In diese entsendet die venöses Blut führende Kiemenarterie eine kleine Gefäßschlinge. Die Kiemenpapillen wachsen zu verzweigten gefäßhaltigen Büscheln aus und vermitteln als „äußere" oder Hautkiemen die Respiration (Fig. 112). Sie werden sehr bald von einer Hautduplikatur (dem Kiemendeckel oder dem Operculum), welche von dem zweiten Visceralbogen aus nach hinten wächst, bedeckt und verkümmern. Inzwischen bilden sich an den Kiemenbogen innere Kiemen in Form von zwei Reihen kleiner gefäßhaltiger Kiemenbüschel und übernehmen die Funktion der äußeren Kiemen. Kurze Zeit bestehen beide Kiemenformen nebeneinander (Fig. 112). Geben nun die Larven ihr Wasserleben auf und gehen ans Land, so schwinden die inneren Kiemen, und die inzwischen entstandene Lunge dient nun zur Atmung.

Bei den Embryonen der Amnioten werden keine eigentlichen Kiemen mehr gebildet, sondern nur die Anlage des Kiemenapparates, die Kiemenbogen und Kiemenfurchen.

Der erste Visceralbogen oder Kieferbogen bildet die Grundlage des Gesichtes, den Ober- und Unterkiefer. Aus dem zweiten oder Zungenbeinbogen geht ein Teil, aus dem dritten noch ein weiterer Teil des Zungenbeinapparates hervor.

Die übrigen Branchial- (*βράγχια* = Kieme) oder Kiemenbogen werden bei den Amnioten wieder zurückgebildet. Ebenso werden die Kiemenspalten, soweit sie bei Amnioten überhaupt durchbrechen, wieder geschlossen.

Nur von der ersten äußeren Kiemenfurche bleibt die mittlere, durch Erhebung ihrer Ränder vertiefte Stelle, als die Anlage des äußeren Gehörganges bestehen. Sie wird von dem höckerartig verdickten Vorderrande des zweiten Bogens und einer zur Anlage der Ohrmuschel dienenden Falte überwachsen, während die innere Furche in die Paukenhöhle und deren Tube umgewandelt wird.

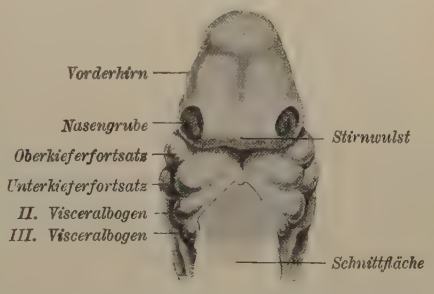



Fig. 113. Kopf eines menschlichen Embryos mit 37 Urwirbelpaaren, Ende der vierten Woche Nach C. Rabl. Vergr. etwa 6 : 1.

Die kräftig sich entwickelnden beiden ersten Bogen verdecken und überwachsen die hinter ihnen gelegenen abortiven Wülste sehr bald von außen her in kaudaler Richtung. Dadurch wird die Länge des von sämtlichen Bogen umspannten Mundrachenraumes bei älteren Embryonen relativ kürzer als bei jüngeren (vergl. Fig. 109 und 110). Infolge dieses ungleichen Wachstums bildet sich am kaudalen Rande des Zungenbeinbogens eine Vertiefung, die Halsbucht oder der Sinus cervicalis. In dessen Grunde liegt der abortive dritte und vierte von außen kaum mehr sichtbare Kiemenbogen. Dorsal wird die Halsbucht vorübergehend durch eine wechselnd deutliche Leiste, die Retrobranchialleiste, begrenzt (Fig. 110). Am kaudalen Rande des Zungenbeinbogens sproßt ein dem Kiemendeckel oder dem Operculum der Fische entsprechender Fortsatz nach hinten und außen und schließt, mit der Leibeswand verwachsend, die Halsbucht nach außen ab. Diese ist somit dem unter dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien gelegenen und die eigentlichen Kiemenbogen bergenden Raume gleichwertig (Fig. 110 u. 112). Ein hinter derselben mit dorsal gerichteter Basis keilförmig einspringendes und das Herz von der gesamten Kiemenregion trennendes Feld, das Halsdreieck, spielt bei der Verlängerung des Halses eine wesentliche Rolle.

Ob und wieviel Visceral- oder Kiemenfurchen bei den Amnioten durchbrechen, ist, da es sich nur um einen rudimentär gewordenen und in Bezug auf die Atmung des Embryo ganz gleichgültigen Vorgang handelt, eine nebensächliche

Frage. Daß die Furchen nicht nur durchbrechen, sondern daß die so entstandenen Spalten auch bestehen bleiben können, wird bewiesen durch die als Hemmungsbildungen zeitlebens bestehenden „Halskiemenfisteln". Sie entstehen durch teilweises Offenbleiben der Halsbucht, von der aus man entweder in einen engen, wechselnd langen, blinden Kanal, eine stehengebliebene Kiemenfurche oder in einen mit Schleimhaut ausgekleideten, in den Rachen führenden Gang gelangen kann (stehengebliebene Kiemenspalte und zwar meist die zweite).

Bei gewissen Ziegen-, Schaf- und Schweinerassen finden sich die als Glöckchen oder Berlocken bekannten Anhänge am Halse. Sie enthalten in einem gestielten Hautüberzuge Bindegewebe, Fett, Nerven, Blutgefäße, beim Schweine auch Netzknorpelreste und vom Halshautmuskel stammende Muskelfasern. Solche „branchiogene" Reste sind gelegentlich auch beim erwachsenen Menschen mit oder ohne Kiemenfisteln beobachtet worden.

Die beiden Unterkieferwülste (siehe Fig. 114) verbinden sich miteinander zum Unterkieferbogen. Gleichzeitig aber sproßt

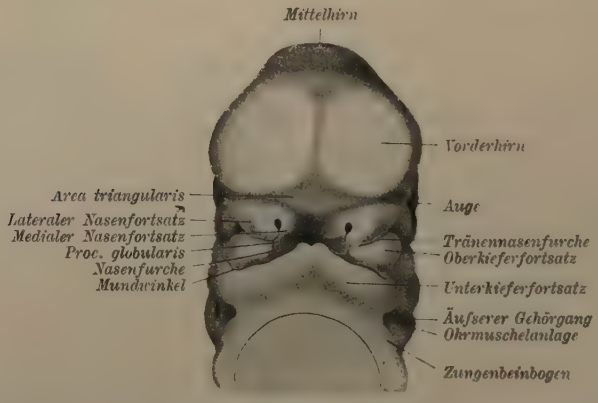



Fig. 114. Kopf eines 30—31 Tage alten menschlichen Embryos von 11,3 mm Nackensteißlänge. Nach C. Rabl. Vergr. etwa 6:1.

an ihrem oberen Rande der Oberkieferfortsatz hervor. Zwischen beide schiebt sich von oben her der Stirnnasenfortsatz oder Stirnwulst als schaufelförmige Verdickung des unter dem Vorderhirnbläschen gelegenen Mesoblasts ein und bildet einen Teil des oberen Randes der seitlich von den Visceralbogen begrenzten Mundbucht. Die Mundbucht nimmt nun parallel der Erhebung ihrer Ränder an Tiefe zu, während sie gleichzeitig im queren Durchmesser sich vergrößert. Ihr Eingang ist die um diese Zeit unverhältnismäßig breite Mundspalte.

Den Boden der anfänglich seichten Mundbucht oder, wie sie bei weiterer blindsackförmiger Vertiefung heißt, der primitiven Mundhöhle bildet die Rachenhaut. Sie besteht aus zwei Epithellagen (Fig. 107), dem äußeren, später auch die primitive Mundhöhle auskleidenden, Epidermisblatt und der inneren, den Kopfdarm abschließenden Lage von Enteroderm.

Die erste Anlage der Rachenhaut findet sich bei Embryonen, welche der Keimblase oder dem Dotter noch flach aufliegen, in Gestalt einer kleinen, vor dem Kopfende gelegenen Stelle, in deren Bereich sich, da der Mesoblast hier fehlt, das Epidermisblatt und das Enteroderm berühren. Diese epitheliale Doppellamelle ist der Rest der Ergänzungsplatte nach Abfaltung des vordersten Chordaendes und nach Bildung des Kopfmesoblasts. Bei der Abgrenzung der Kopfanlage von der Keimblase kommt die Rachenhaut in den oberen Schenkel der vorderen Begrenzungsfalte und damit in die Gegend des späteren Gesichtes zu liegen, während gleichzeitig das mit ihrem oberen Rande in Verbindung gebliebene Chordaende mehr oder minder hakenförmig umgebogen wird (Fig. 107). Je mehr sich die Ränder der inzwischen gebildeten Mundspalte verdicken, um so

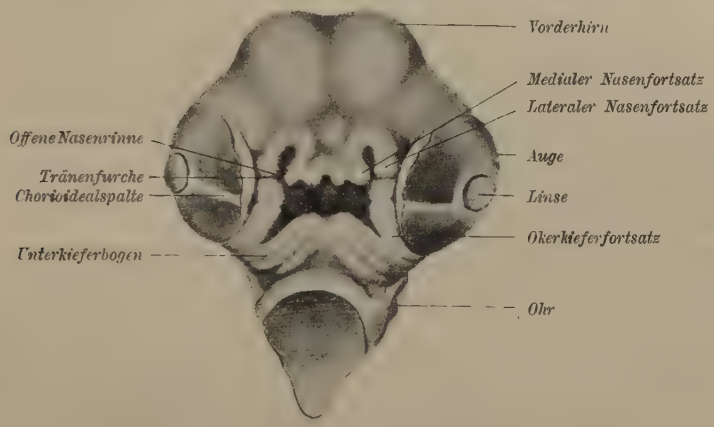



Fig. 115. Kopf eines Dohlenembryos. Vergr. etwa 7 : 1.

tiefer stülpt sich scheinbar die Rachenhaut ein. Tatsächlich aber erhöht sich nur ihre Umgebung, während sie selbst ihre Lage nicht ändert.

Erst nach dem Durchbruch der Rachenhaut öffnet sich die Kopfdarmhöhle durch die primitive Mundhöhle nach außen (Hundeembryonen von 6 mm Länge, Schafembryonen vom 13. Tage mit 18—20 Urwirbelpaaren, Hühnchen im Verlaufe des 4. Tages, menschliche Embryonen von 3 mm Länge).

Die Ansatzstelle der Rachenhaut besteht nach deren Eröffnung und Rückbildung noch einige Zeit als quere, über die Schädelbasis verlaufende Epithelleiste, als Rachenhautrest, mit welchem das vordere Chordaende noch einige Zeit in Verbindung bleibt (Fig. 331). Nach Schwund des Rachenhautrestes gehen die Wände der primitiven Mundhöhle unmittelbar in die des Rachens über.

Unterkieferbogen, Oberkieferfortsätze und Stirn bilden nicht nur die Grundlage für die knorpeligen und knöchernen Teile des Gesichtsskelettes, sondern auch für die Weichteile des Gesichtes: die Backen, Lippen und häutigen Teile der Nase.

## 8. Die Entwicklung des Riechorgans.

Die erste Anlage des Riechorganes besteht in paarigen rundlichen, flachen Verdickungen des Epidermisblattes, den Riechplatten oder Riechfeldern.

Je nachdem die Anlage des Riechorgans paarig bleibt oder zu einer unpaaren Anlage zusammenfließt, unterscheidet man paarnasige oder amphirhine (ἀμφί = von beiden Seiten und ῥίς, Genitiv ῥινός = Nase) und unpaarnasige oder monorhine (μόνος = einzig, ῥίς = Nase) Wirbeltiere. Zu den letzteren gehören die Rundmäuler und Schleimfische, zu den ersteren die übrigen Wirbeltiere. Bei Amphioxus ist ein Riechorgan bis jetzt mit Sicherheit nicht nachgewiesen.

Durch die schlanke Prismenform ihrer Zellen und deren nachträgliche Schichtung grenzen sich die Riechplatten immer schärfer von ihrer Umgebung ab. Sie entstehen bei den Amnioten nach vorn von den primären Augenblasen zu beiden Seiten des Vorderkopfes und rücken von da allmählich auf die ventrale Seite des Vorderhirnes, ohne jedoch den oberen Mundrand zu erreichen.

Ihre erste Anlage finde ich bei Schafembryonen von 18—19 Tagen mit 22 bis 28 Urwirbelpaaren und bei Hundeembryonen mit ebensoviel Urwirbeln von etwa 6 mm Länge. Bei menschlichen Embryonen wurde das Auftreten der Riechplatten zu Anfang der dritten Woche beobachtet.

Das Epithel der Riechplatten sondert sich später in die Riech- und Stützzellen der Regio olfactoria, in das Epithel der Regio respiratoria und in die Drüsen der Nasenhöhle (siehe Entwicklung des Riechorganes).

Eine Reihe an sich sehr einfacher Vorgänge führt zu immer weiteren Komplikationen dieser primitiven Anlage und zu wesentlich verbesserten Leistungen des ausgebildeten Riechorganes.

Zunächst erheben sich um die Riechplatten durch Mesoblastverdickungen bedingte wallartige Ränder und wandeln so die Riechplatten zu Riechgruben und bei noch weiterer Vertiefung zu Riechsäcken um. Doch ist festzuhalten, daß der Boden der Riechgruben oder -säcke seine Lage nahe der Hirnbasis nicht ändert. Lediglich durch Verdickung ihres Mesoblastrandes scheinen sich die Riechgruben tiefer einzusenken.

An der medialen Wand der Riechgruben bemerkt man sehr früh eine kleine Vertiefung, die erste Anlage des den Fischen fehlenden, bei den übrigen Wirbeltieren stets gebildeten und auch beim Menschen angelegten Jakobsonschen Organes oder des Organon vomeronasale (Fig. 116), des Nebenriechorganes.

Die einfache Grubenform des Geruchsorganes besteht bei Schmelzschuppern und Knochenfischen dauernd und zeigt schon die Tendenz sich in Rinnen zu verlängern, ohne daß diese jedoch den Mundrand erreichen, wie bei den Haien und Rochen. Bei diesen werden

nämlich die vielfach mit Parallelfalten ausgestatteten Riechgruben dauernd mit der Mundhöhle durch Rinnen verbunden, welche durch Hautklappen überbrückt sind.

Bei den Vögeln und Säugetieren bildet der Stirnwulst durch Wucherung seines Mesenchyms jederseits um das Nasenloch einen bogenförmigen Wulst mit einem äußeren Schenkel, dem lateralen, und einem inneren, dem medialen Nasenfortsatz (Fig. 115). Zwischen beiden medialen Nasenfortsätzen liegt der unpaare mittlere Rest des Stirnfortsatzes als mittlerer Nasenfortsatz. Durch weitere wulstartige Erhebung der äußeren und inneren Nasenfortsätze vertiefen sich die Riechgruben und die Nasenrinne. In sie läuft vom Auge her seitlich die zwischen äußerem Nasen- und Oberkieferfortsatz gelegene Tränenfurche aus (Fig. 114 u. 116). Endlich

**Fig. 116. Frontalschnitt durch die Anlage des Geruchsorganes von einem Schafembryo vom 20. Tage und 1,5 cm Länge. Der Schnitt fällt rechts durch das Nasenloch und die Riechgrube, links durch die Epithelleiste der geschlossenen Nasenfurche.**

verschmelzen der äußere und innere Nasenfortsatz und der zugehörige Oberkieferfortsatz mit ihren Enden und bilden dadurch jederseits einen Kanal, der nun durch das äußere Nasenloch auf der Gesichtsseite, durch die primitive Choane, aber dicht hinter dem Mundrande im Dache der primitiven Mundhöhle sich schlitzförmig öffnet.

Auf diesem Stadium der von vorne her durch die Nasenlöcher zugänglichen, hinten sich mit primitiven Choanen im Bereiche des Mundrandes öffnenden Nasenröhrchen bleiben die Geruchsorgane der Doppelatmer und Amphibien zeitlebens stehen.

Das riechende Medium kann nun die Nasenlöcher und den Riechkanal durchströmen und kommt dabei in innigere und längere Berührung mit den Enden des Riechnerven.

Bei den Säugetieren besteht keine von Anfang an offene Nasenrinne wie beim Vogel. An ihrer Stelle findet man, am deutlichsten beim

Hunde und Menschen, nur eine bei Flächenansicht kaum sichtbare Furche zwischen dem als Processus globularis bezeichneten unteren Teile des inneren Nasenfortsatzes, dem äußeren Nasen- und dem Oberkieferfortsatze (Fig. 114). Querschnitte zeigen, daß im Bereiche dieser seichten Furche eine epitheliale Doppellamelle das Epidermisblatt mit der Epitheltapete der Riechgruben verbindet (Fig. 116 linke Seite).

Nun vertiefen sich die Riechsäcke derart, daß sie schließlich unter Verdrängung des Mesenchyms mit ihrer Epithelwand der Epitheldecke der primitiven Mundhöhle blindsackartig aufliegen. Eine durch das

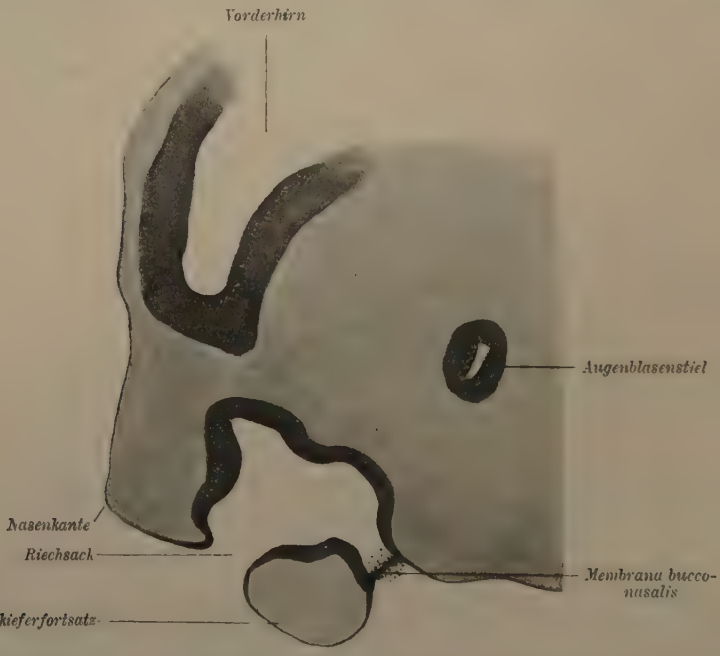



Fig. 117. Sagittalschnitt durch die Riechgrube und Membrana bucconasalis von einem 1,6 cm langen Schweineembryo.

Nasenloch eingeführte feine Sonde würde also nicht, wie beim Hühnchen, nach Schluß der Nasenrinne durch die hintere Öffnung des Nasenkanals, d. h. durch die primitive Choane, in die primitive Mundhöhle gelangen, sondern an dem epithelialen Grunde der Riechsäcke anstoßen (Fig. 117), denn die primitiven Choanen bestehen noch nicht. Erst mit dem Durchbruch der aus dem epithelialen Grunde der Nasensäcke und aus dem epithelialen Dach der Mundbucht gebildeten Doppellamelle, der Membrana bucconasalis, münden dann die Nasensäcke sekundär durch die primitiven Choanen hinter der Anlage des Zwischenkiefers bei den Säugetieren und beim Menschen in die primitive Mundhöhle (Fig. 117 und 119).

Betrachtet man nach Bildung der Oberlippe das Dach der primitiven Mundhöhle bei weggenommenem Unterkiefer von innen, so sieht man die primitiven Choanen als zuerst rundliche, bald aber als länglich schlitzförmige Öffnungen hinter der Anlage der Oberlippe. Zwischen ihnen liegt eine von dem mittleren Nasenfortsatz gebildete Substanzbrücke, das spätere Nasenseptum oder der primitive Gaumen (Fig. 119).

Der mittlere Nasenfortsatz liefert außer dem Material für das Nasenseptum und den primitiven Gaumen, auch noch das Blastem für den mittleren Teil der Oberlippe, des Zwischenkiefers und der Papilla palatina. Aus den lateralen Nasenfortsätzen entstehen die seitlichen Wände der Nase.

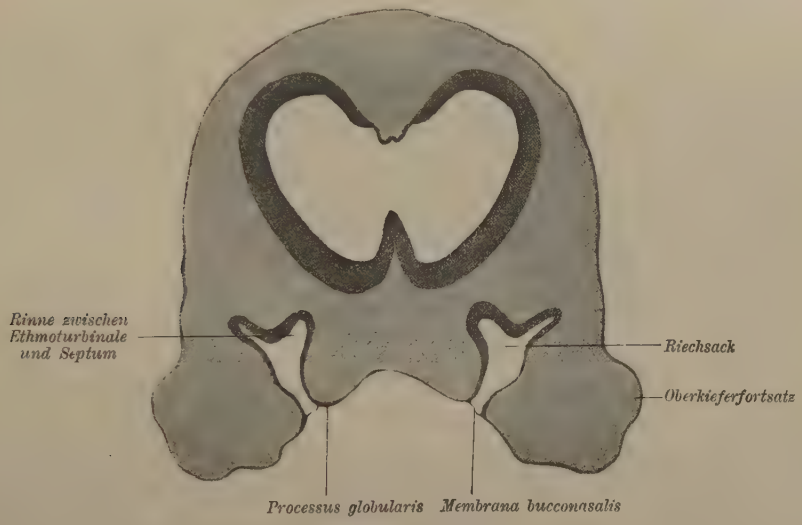



Fig. 118. Frontalschnitt durch die Riechgrube eines 1,5 cm langen Schweineembryos.

Da der mittlere Nasenfortsatz schmal bleibt, liegen die äußeren Nasenlöcher nun relativ viel näher aneinander als früher.

Erst die Entwicklung des sekundären Gaumens und die Angliederung eines Teiles der primitiven Mundhöhle an die primitive Nasenhöhle führt zur Bildung der sekundären Nasenhöhle mit den sekundären oder bleibenden Choanen einerseits und zur Bildung der sekundären Mundhöhle anderseits.

Während die primitiven Choanen und das Dach der primitiven Mundhöhle sich verlängern, entsteht an der Innenseite der an Länge und Höhe ebenfalls zunehmenden Oberkiefer (beim Menschen zwischen sechster und siebenter Woche) jederseits eine Längsleiste, die sekundäre Gaumenleiste oder der Gaumenfortsatz (Fig. 119). Die

Gaumenleisten reichen jederseits vom Ende der Zwischenkieferanlage bis nahe an die hintere Schlundwand.

Vorn niedrig, nehmen sie nach hinten an Höhe zu und bilden vor der Stelle der Anlage der späteren Uvula eine einspringende Ecke, den Angulus uvulae. Von hier ab verjüngen sie sich wieder rachenwärts. Ihre ursprünglich unteren freien Ränder (Fig. 120) wachsen sich (beim menschlichen Embryo in der neunten bis zehnten Woche) in horizontaler Richtung entgegen und verschließen die zeitweise zwischen ihren Kanten bestehende und vorübergehend von der inzwischen entstandenen Zunge eingenommene Spalte, die sekundäre Gaumenspalte (Fig. 121). Der Verschluß der sekundären Gaumenspalte greift bei

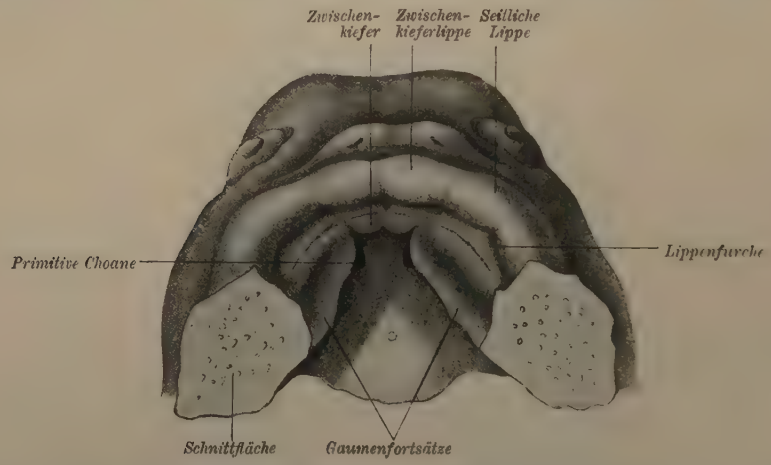



Fig. 119. Kopf eines menschlichen Embryos aus der siebenten Woche, nach His. Die Unterkieferanlage und Zunge ist entfernt: man sieht durch die primitive Gaumenspalte zwischen den Gaumenfortsätzen in die primitive Nasenhöhle und auf die primitiven Choanen.

den Amniontieren in sehr wechselnder Ausdehnung Platz. Bei manchen Reptilien und Vögeln können zeitlebens größere oder kleinere Gaumenspalten rechts und links vom Nasenseptum bestehen bleiben. Bei den Säugetieren ist die Verwachsung des Gaumens mit Ausschluß der Plicae palatopharyngeae eine vollkommene mit Bildung einer deutlichen Raphe durch Epithelverklebung und mit nachträglicher Verwachsung der bindegewebigen Grundlage der Gaumenleisten (Fig. 121). (Sie ist beim menschlichen Embryo in der zehnten bis zwölften Woche vollendet.)

Die Verwachsung der Gaumenfortsätze beginnt zuerst in einiger Entfernung von dem Zwischenkiefer. Sein Epithelüberzug verbindet sich mit dem der Gaumenfortsätze. Dann wächst von beiden Seiten her Bindegewebe in die Epithelnaht unter Aussparung eines jederseits nahe der Mittellinie schräg nach innen und unten zur Mundhöhle

ziehenden Epithelstranges vor. Diese Epithelstränge kanalisieren sich später und bilden als Nasengaumengänge entweder vorübergehend oder dauernd eine Verbindung zwischen Nasen- und Mundhöhle.

Zwischen ihnen entsteht die an Größe und Form nach der Tierordnung wechselnde Papilla palatina.

Durch die auch nach hinten fortschreitende Verwachsung der Gaumenplatten werden die primären Choanen von der Mundhöhle aus unsichtbar. Eine nach beendeter Verwachsung durch die Nasenlöcher eingeführte feine Borste gelangt über dem hinteren Rande des bleibenden Gaumens durch die sekundären oder bleibenden Choanen — die, wohlgemerkt, mit den primitiven Choanen nicht das mindeste zu tun haben — in die Rachenhöhle.

Die im Gebiete des Rachens unvereinigten Ausläufer der Gaumenleisten bilden die Arcus palatopharyngei.

Später scheidet sich der bleibende Gaumen in einen vorderen Abschnitt, dessen in der Folge auftretendes Knorpelgerüst verknöchert und die Grundlage des harten Gaumens bildet, während der hintere, häutig muskulöse Teil, als weicher Gaumen bestehen beibt.

Auch die Uvula entsteht durch Verschmelzung paariger Anlagen.

Als Reste der epithelialen Verschmelzung können Epithelperlen im Gebiete der Verwachsungsnaht noch kürzere oder längere Zeit bestehen. Mangelhafte Vereinigung der Gaumenplatten bedingt die wechselnden Formen der Gaumenspalte. Beim menschlichen Embryo und Neugeborenen sind die bei Tieren zum Kauen und Festhalten der Nahrung wichtigen, quergestellten, bogenförmigen Gaumenfalten viel mehr entwickelt als in späteren Lebensaltern und erweisen sich als eine für den Menschen nutzlose Erbschaft von seinen Vorfahren.

Die sekundäre Nasenhöhle besteht demnach aus der primären Nasenhöhle und aus dem obersten, über den Gaumenleisten gelegenen Teil der primitiven Mundhöhle, d. h. dem Nasenrachengang oder Ductus nasopharyngeus (vgl. Fig. 120 u. 121).

Dieser obliteriert zeitweise (beim Menschen vom dritten bis fünften Monat) wie die äußeren Nasenlöcher durch Epithelwucherung und erhält erst durch nachträgliche Lockerung der Epithelien wieder eine Lichtung.

Abgesehen von der Anfügung des Nasenrachenganges wird die Innenfläche der Nasenhöhle durch Bildung der Nasenmuscheln und der Nebenhöhlen der Nase beträchtlich vergrößert und dadurch nach beendeter Embryonalentwicklung das riechende Medium immer vollkommener ausgenützt. Auch scheidet sich in der Folge die Pars olfactoria von der Pars respiratoria. Durch die Ausstattung mit zahlreichen Nerven und Blutgefäßen funktioniert die Nasenschleimhaut nicht nur als Geruchsorgan, sondern auch als Vorraum des Atem-

apparates, in welchem die Luft auf ihre Eigenschaften geprüft, bis zu einem gewissen Grade gereinigt und vorgewärmt wird.

Die Muschelanlage erfolgt ziemlich früh. Die Nasenmuscheln wachsen aber nicht in die Nasenhöhle hinein, sondern werden durch sich in die Wand der Nasenhöhle einsenkende Epithelstreifen gleichsam aus dieser herausmodelliert (Fig. 121).

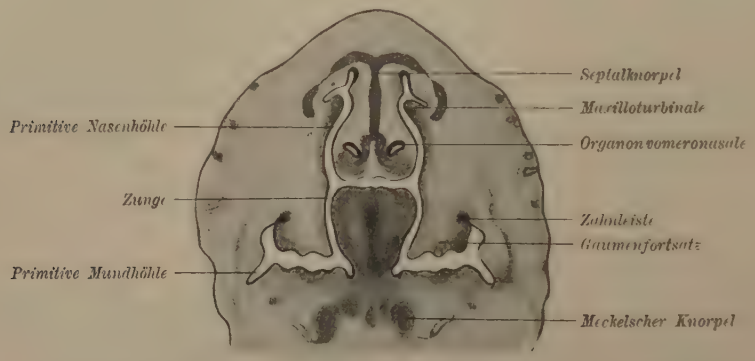



Fig. 120. Frontalschnitt durch die Schnauze eines Kaninchenembryos von 1,5 cm Scheitelsteißlänge. Vergr. etwa 12 : 1.

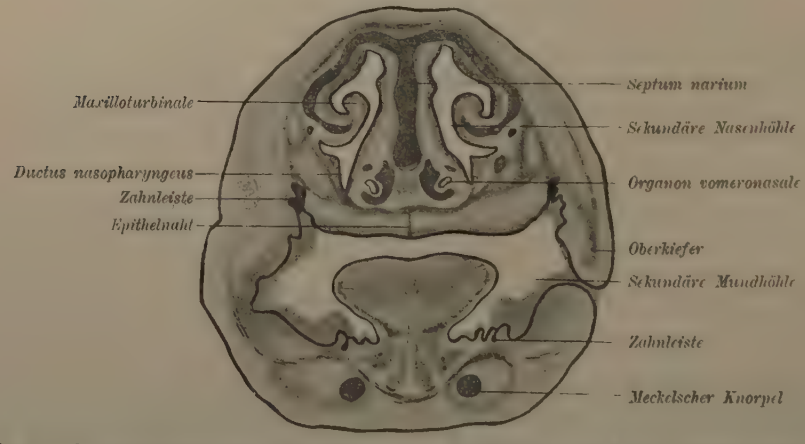



Fig. 121. Frontalschnitt durch die Schnauze eines Rindembryos von 3,5 cm Scheitelsteißlänge. Vergr. etwa 12 : 1. Die knorpeligen Teile sind dunkel gehalten.

Man hat die oberen Siebbeinmuscheln oder Ethmoturbinalia, die Nasenmuschel oder das Nasoturbinale und die Kiefermuschel oder das Maxilloturbinale zu unterscheiden.

Über Zahl und Gleichwertigkeit der Nasenmuscheln bei den verschiedenen Tieren bestehen noch mancherlei Unklarheiten. Bei den Säugetieren (Kaninchen und Ratte) werden die meist in Dreizahl angelegten Ethmoturbinalia ebenso wie das Organon vomeronasale aus

der septalen Wand des Riechsackes gebildet, deren oberer hinterer Teil sich gegen den unteren abknickt, vorübergehend das quergestellte Dach der Nasenhöhle bildet, aber schließlich in die Seitenwand einbezogen wird.

Das Ethmoturbinale I wird zur Concha media. Bei menschlichen Embryonen von 30 mm Länge legt sich hinter ihr ein zweites Ethmoturbinale, die spätere Concha superior, an. In den Buchten unter den Ethmoidalia bilden sich später Nebenmuscheln, die, da sie nicht frei in die Nasenhöhle hereinragen, Conchae obtectae heißen. Durch spätere Furchenbildungen können die Ethmoturbinalia in eine wechselnde Anzahl von Riechwülsten zerlegt werden.

Beim Menschen scheint das Nasoturbinale überhaupt nicht angelegt zu werden. Ihm entspricht später nur die als Agger nasi bekannte kleine Faltenbildung vor dem ersten Ethmoturbinale.

Das Maxilloturbinale kann sich durch Einrollung oder Verästelung bedeutend komplizieren, bleibt aber beim Menschen rudimentär.

Zwischen den verschiedenen Muschelbildungen modellieren sich die Nasengänge.

Die Nebenhöhlen der Nase, welche bei gewissen Tieren enorme Entfaltung erreichen können, entstehen als Einwucherungen des Epithels der Nasenhöhle in das Mesenchym vor der Anlage der Knorpel und werden erst sekundär von diesen und dem Knochen umkapselt. Unter der mittleren Muschel stülpt sich ventral der Sinus maxillaris, dorsal der Sinus frontalis aus. Die Sinus sphenoidales sind von Knorpel umkapselte Teile der Nasenhöhle selbst.

Die Sinus maxillares werden, wie die Keilbeinhöhlen, in der Mitte des dritten Monates beim Menschen deutlich. Sie sind bei der Geburt etwa erbsengroß und nehmen erst nach Durchbruch des Ersatzgebisses an Geräumigkeit zu. Die Stirnhöhle bleibt bis zur Pubertät sehr klein.

Die Drüsen der Nasenschleimhaut und der Sinus maxillares entwickeln sich im dritten bis vierten Monat als solide Epithelzapfen und erlangen ihre volle Größe erst nach der Geburt.

Das Organon vomeronasale (Jacobsonsches Organ) entsteht als gruben- oder rinnenförmige (Mensch) Epitheleinstülpung an der lateralen Seite des Septums in dem prämaxillaren Teil des mittleren Nasenfortsatzes. Das ausgebildete Organ ist im Verhältnis zur Größe seiner Anlage beim menschlichen Embryo von acht Wochen als ein beiderseits symmetrisch im Septum gelegener, kleiner blinder Schlauch deutlich und erreicht bei Embryonen der 20. Fetalwoche die Höhe seiner Ausbildung. Von da ab beginnt seine Rückbildung, bei manchen Huftieren (z. B. Pferd, Schwein u. a.) besteht es zeitlebens in besserer Entwicklung.

Die Nasenknorpel (Fig. 121) entwickeln sich in den Schleimhautwülsten. Bis zum Ende des zweiten Monats bestehen die Wände der Nasenhöhle, abgesehen von deren Epitheltapete, aus lockerem embryonalen Bindegewebe. Erst in der siebenten bis achten Woche entsteht in der Gegend des Keilbeinkörpers Knorpelgewebe und breitet sich im Septum aus. An den Seitenwänden entsteht Knorpel in den einzelnen Muscheln. Ventral von der unteren Muschel in der Wand des unteren Nasenganges und am Gaumen wird dagegen kein Knorpel gebildet. So tritt allmählich an Stelle der häutigen Wand der Nasenhöhle deren Knorpelskelet, das knorpelige Septum und die seitlichen mit ihm zusammenhängenden paarigen Platten, welche Dach und Seitenwände der Nasenhöhle bilden. Eine Vereinigung der Seitenplatten mit der Mittelplatte findet sich nur an dem späteren Dach der äußeren Nase.

Durch das hinter dem Nasendach befindliche Loch wachsen die Olfactoriusfasern aus der Nasenschleimhaut in die Schädelhöhle und in den Bulbus olfactorius ein. Es wird durch immer zahlreichere Knorpelstäbe allmählich in die knorpelige Siebbeinplatte umgewandelt (Fig. 334).

Auch um das Organon vomeronasale bildet sich eine Knorpelhülle (Fig. 121). Seine Mündung liegt beim Kaninchen und Menschen dicht über dem Boden der Nasenhöhle. Bei Wiederkäuern und Fleischfressern wird sie dagegen während der Entwicklung des Gaumens in die Ductus nasopalatini einbezogen und liegt dann in den die Canales incisivi passierenden Stensonschen Gängen.

Im Gegensatze zur Schnauze der Säugetiere entwickeln nur der Mensch und die Nasenaffen die als äußere Nase bekannte Bildung.

Embryonen von dem in Fig. 114 abgebildeten Stadium fehlt noch jede Andeutung einer wohlbegrenzten äußeren Nase. Erst nach Verwendung der medialen Ränder der Processns globulares zur Bildung der Oberlippe entsteht eine einheitliche Erhebung des Gesichtsteiles, welcher die engen und frontalgestellten Nasenlöcher trägt.

Die Anlage der äußeren Nase wird durch eine Bindegewebswucherung, welche die Nasenkante hervorruft, schärfer begrenzt. Über ihr unterscheidet man den obersten Teil des mittleren Nasenfortsatzes als Area triangularis. Unter dieser entsteht der Nasenrücken und die zwischen den Processus globulares gelegene, eingeengte Area infranasalis, nämlich der zwischen den Nasenlöchern gelegene Teil des Septums (Fig. 114). Die Nasenflügel oder die Nüstern der Tiere bilden sich aus den lateralen Nasenfortsätzen (Fig. 122 und 124).

Diese kurze und plumpe Anlage wird nun in die für die einzelnen Spezies typischen Schnäbel, Schnauzen, Rüssel oder Nasen um-

gewandelt. Im allgemeinen verlängert sich dabei der gegen die Stirne sattelförmig abgesetzte Nasenrücken, wenig beim Menschen, stärker und oft sehr beträchtlich bei den Tieren.

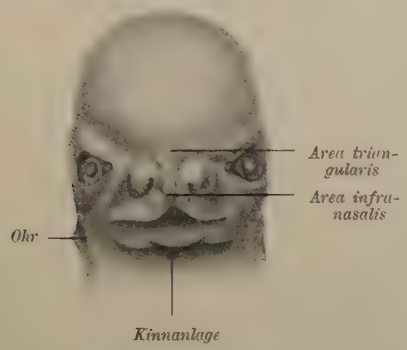



Fig. 122. Kopf eines sechs Wochen alten menschlichen Embryos von 15 mm Länge, nach G. Retzius, Vergr. etwa 3:1.

Fig. 123. Kopf eines menschlichen Embryos von 1,9 mm Scheitelsteißlänge. Vergr. etwa 3:1.

Die vordere abgeflachte und sehr verschieden gestaltete Schnauzenfläche trägt bei den Säugern zeitlebens mehr oder weniger frontal stehende Nasenlöcher von sehr wechselnder Form und Größe.

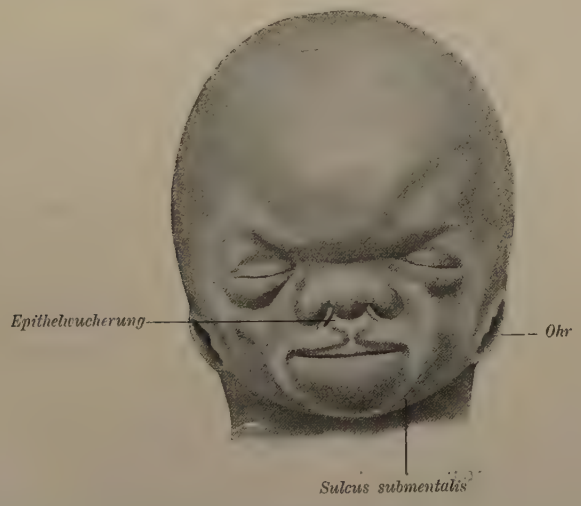



Fig. 124. Kopf eines neun Wochen alten menschlichen Embryos von 42,5 mm Länge, nach G. Retzius. Vergr. etwa 3:1.

Bei dem Menschen und den Nasenaffen klappt diese Fläche später nach unten. Dadurch werden die Nasenlöcher (beim Menschen zwischen siebenten und achten Monat) aus der frontalen in eine mehr horizontale Stellung gebracht. So entsteht die kurze, breite Stumpfnase der Neugeborenen. Erst mit allmählicher Höhenzunahme des Gesichtes gewinnt

die Nase nach der Geburt an Länge, erreicht aber erst zur Zeit der Pubertät ihre endgültige Gestalt mit nach unten gerichteten Nasenlöchern.

Die Knorpel der äußeren Nase sind Reste der primitiven knorpeligen Nasenkapseln (siehe Knorpelcranium).

Gleichzeitig mit der Ausbildung der äußeren Nase vollzieht sich auch

## 9. Die Bildung des Mundes und der Lippen.

Zu der Trennung der Lippen von den Kiefern und damit zur Anlage des Vorraumes der Mundhöhle führt die zuerst seichte, dann durch Spaltung ihres leistenartig verdickten Epithelbodens sich vertiefende bogenförmige Lippenfurche (Fig. 119).

Die Lippen verwachsen dann von den Mundwinkeln her mehr oder weniger weit und wandeln so die weite primäre Mundspalte in die relativ kleinere sekundäre oder bleibende Mundspalte um, die aber auch als Maulspalte bei Tieren recht breit bleiben kann. An den Lippen scheidet sich dann eine innere, mit Zotten bestandene Zone als Pars villosa von der glatten peripheren Pars glabra. Nur bei dem Menschen findet sich die rote Farbe der Pars glabra. Der zuerst durch Epithelwucherungen, dann aber durch zottenartige gefäßhaltige Papillen ausgezeichnete Zottenteil setzt sich von der Unterlippe aus als Zottenwulst oder Torus villosus auf die Innenflächen der Wangen fort. Da in beiden Zonen Talgdrüsen als Reste der hier bei manchen Säugetieren auftretenden Wollhaaranlagen zu finden sind, darf der Torus villosus sehr wahrscheinlich als Rest der Verwachsung des kutanen Teils der Mundwinkel betrachtet werden. Im Gegensatze zu der früheren Anschauung, nach welcher die Zottenzone als nach außen umgestülpter Schleimhautteil der Lippen angesehen wurde, wird sie nach den neuesten Arbeiten als von außen eingestülpte kutane Zone der Lippen betrachtet, welche erst später zur Schleimhaut wird. Die Papillen der Pars villosa schwinden nach meiner Erfahrung erst in der vierten Woche nach der Geburt.

Außer der eigentlichen Verwachsung der Lippenwinkel sind vorübergehende epitheliale Verklebungen besonders an den Embryonen von Beuteltieren, aber auch an solchen von Rehen, Schafen und Hunden sehr deutlich, deren Reste noch einige Zeit als „Verschlußmembranen des Mundes“ bestehen bleiben können.

Das unpaare Mittelstück der Oberlippe wird durch die Pars infranasalis des mittleren Nasenfortsatzes, ihre paarigen Seitenteile von den Processus globulares und von einem Teil der Oberkieferfortsätze geliefert (Fig. 122 und 123).

Die Unterlippe entsteht aus den vereinigten Unterkieferfortsätzen.

Die primitive Mundspalte ist anfänglich sehr breit. In ihrer oberen Grenzlinie bemerkt man, abgesehen von den in sie auslaufenden Nasenfurchen (Fig. 114 und 122), auch noch eine doppelseitige, die Processus globulares von der Pars infranasalis trennende laterale und eine unpaare mediane Lippenkerbe. In der Unterlippenanlage besteht nur eine mediane Kerbe an der Verwachsungsstelle beider Unterkieferhälften und unter ihr eine seichte Längsfurche. Ein eigentliches Kinn fehlt noch (Fig. 114 und 127).

Nach Verwachsung der in den Lippen aufgehenden Wülste wird das Bild ein einheitlicheres (Fig. 122 und 123).

Am längsten, mitunter zeitlebens (Hund, Bulldoggen), besteht die mediane Rinne zwischen den beiden Processus globulares.

In der Mitte der Oberlippe bildet sich jetzt an Stelle der früheren Kerbe das oft sehr stark vorspringende Tuberculum labii superioris. In dieser Zeit wird auch die als Philtrum beim Menschen bezeichnete seichte Rinne über der Oberlippe deutlich.

Die Lippen älterer Embryonen und des neugeborenen Menschen sind im Vergleiche zum Erwachsenen auffallend lang und stehen deshalb in Profilansicht wulstig hervor, eine Stellung, die zugleich mit ihrer Länge das Fassen der Milchwarze beim Saugen wesentlich erleichtert. Erst viel später treten die nunmehr senkrecht stehenden Lippen in ihr bleibendes Größenverhältnis zu den Kiefern und Zähnen.

Nur die Säugetiere, mit Ausnahme der Kloakentiere, besitzen Lippen. Bei Mißbildungen können beim Menschen die Lippen zu kurz sein oder gänzlich fehlen. Übermäßige Ausbildung des Randes der Pars villosa veranlaßt die unschöne „Doppellippe“, an welcher ein dicker Schleimhautwulst neben dem normalen Übergangsteil sichtbar ist.

Durch die inzwischen erfolgte Entfaltung der Großhirnhemisphäre hat sich die Scheitelregion beträchtlich vergrößert und wölbt sich über der breiten tiefeingezogenen Nasenwurzel stark vor (Fig. 124 und 126).

Die Augenanlagen bleiben entweder zeitlebens in ihrer ursprünglichen Seitenstellung (Fische, Amphibien, manche Reptilien und Vögel), oder sie rücken wie bei den meisten Säugetieren in mehr oder minder frontale Stellung oder wirkliche Frontstellung, wie z. B. bei dem Menschen und bei den Affen.

Die ursprünglich lidlosen Augen werden in der Folge von den Lidern überlagert. Durch die vorübergehende Verwachsung der Lidränder wird die Lidspalte geschlossen, und die embryonale Physiognomie erhält dadurch den Ausdruck des Schlafes.

Die Tränennasenfurche schließt sich ebenfalls durch Verwachsung ihrer Ränder. Ihre Epitheltapete wird als solider Strang in die Tiefe verlagert und später in den Tränennasengang, Ductus nasolacrimalis, umgewandelt, der uns bei der Schilderung des Sehapparates noch beschäftigen soll.

Die Physiognomien der Embryonen verschiedener Tiere werden im allgemeinen beeinflußt durch das Verhältnis des Hirnschädels zum Gesichtsschädel, die Umbildung der Grundlagen des Gesichts zu Schnauzen, Rüsseln oder Schnäbeln usw., durch die Stellung, Größe und Form der Augen, der Nasenlöcher und der Ohrmuscheln, sowie durch die wechselnde Entwicklung des nur dem Menschen zukommenden Kinns. Wer seine Mitmenschen aufmerksam betrachtet, der wird nicht selten auch in Gesichtern von Erwachsenen noch Anklänge an embryonale Verhältnisse finden.

Die komplizierte Bildungsgeschichte des Gesichtes erklärt die bei Menschen und bei den Haussäugetieren durchaus nicht seltenen Mißbildungen, bei denen es sich fast ausnahmslos um Hemmungsbildungen durch Offenbleiben von Furchen und Kerben, die sich normalerweise schließen sollten, oder um behinderte Ausbildung der Ober- und Unterkieferfortsätze und des Stirnnasenfortsatzes

Fig. 125. Menschlicher Embryo von fünf Wochen von 1,3 cm Scheitelsteißlänge. Vergr. etwa 3 : 1.

Fig. 126. Embryo von 1,9 cm Länge, von sechs Wochen. Vergr. etwa 4 : 1.

handelt. Je nachdem die dadurch veranlaßten Spaltbildungen nur die Weichteile oder auch die knöcherne Grundlage des Gesichtes betreffen, veranlassen sie die verschiedenen Grade der medianen oder seitlichen Lippen- und Kieferspalten (sogenannte Hasenscharten) an der Stelle der Verbindung des Oberkiefers mit dem Zwischenkiefer oder zwischen den beiden inneren Nasenfortsätzen. Eine offene Tränenfurche führt zur ein- oder doppelseitigen schiefen Gesichtsspalte. Bei mangelhafter Verwachsung des Oberkieferfortsatzes mit dem Unterkieferbogen bleibt die Mundspalte abnorm groß (Makrostomie, *μακρός* groß, *στῶμα* Mund, oder quere Gesichtsspalte), bei zu weit gehender Verwachsung beider wird dagegen die Mundöffnung abnorm klein (Mikrostomie). Gänzliches Fehlen des Mundes bezeichnet man als Astomie (*α* privativum *στῶμα* Mund). Behinderte Entwicklung der Kieferfortsätze führt zu einer mehr oder minder ausgesprochenen Defektbildung des Gesichtes (Aprosopie, *α* privativum, *πρόσωπον* Gesicht), die noch mit schiefen oder queren Gesichtsspalten gepaart sein kann.

Am seltensten ist das bisher nur bei Wiederkäuern, Schweinen und bei dem Menschen beobachtete mit Synotie (*συν* zusammen, *οὖς*, Genitiv *ὠτός* Ohr = Verwachsung beider Ohren) verbundene Fehlen des Unterkiefers oder die Agnathie (*α* privativum, *γνάθος* der Kinnbacken). Die von Schafen bekannte einseitige oder beiderseitige Verdoppelung des Unterkiefers, bei der am eigentlichen Unterkiefer noch eine kleine zahntragende Kieferhälfte sitzt, führe ich auf eine anormale Sprossung des Unterkieferfortsatzes zurück.

## 10. Die Entwicklung des Halses.

Den Embryonen sämtlicher Wirbeltiere fehlt zunächst noch ein eigentlicher, den Kopf mit dem Rumpfe stielartig verbindender Hals. Bei Fischen bleibt der Kopf zeitlebens in breiter und unbeweglicher

Fig. 127. Menschlicher Embryo von 2,7 cm Scheitelsteißlänge von 8—9 Wochen. Vergr. etwa 2:1.

Verbindung mit dem Rumpf, und das in der Parietalhöhle liegende Herz mit den großen Gefäßstämmen behält die Lage zwischen den letzten Kiemenbogen bei, welche es bei den Amnioten nur in frühen Entwicklungszuständen vorübergehend einnimmt. Noch bei den Amphibien ist ein Hals kaum angedeutet, auch das Herz liegt noch dicht hinter dem Kopfe. Erst bei den Amnioten bildet sich (da die Parietalhöhle mit dem Herzen brustwärts verschoben wird) ein Hals von sehr wechselnder Länge zwischen Kopf und Rumpf.

Die Grenze des Halses liegt bei den spangenartig zusammengekrümmten Embryonen (Fig. 110) nicht im Bereiche des Nackenhöckers, sondern wie später deutlich wird, weiter rumpfwärts. Die vor dem Nackenhöcker gelegenen vier ersten Urwirbelpaare gehen in der Hinterhauptsregion auf.

Die Ausbildung der Halsanlage vollzieht sich vorzüglich durch die Rückbildung des dritten und vierten Kiemenbogens und durch die Ausbildung der Halseingeweide. Unter Beteiligung des Halsdreieckes und mit gleichzeitiger brustwärts gerichteter weiterer Verschiebung des Herzens richtet sich der Kopf allmählich wieder auf und erhält unter

Ausbildung der ventralen Halswand auf Kosten der Brustwand dem Rumpfe gegenüber immer größere Selbständigkeit.

Das zeitweilige Zurückbleiben der Nackenregion im Wachstum gegenüber dem rasch sich vergrößernden Gesichtsteil erleichtert die Aufrichtung des Kopfes (Fig. 126).

## 11. Die Entwicklung des Kaudalendes, der Kloake und des Afters.

In der Figur 76 und 77 liegt der Blastoporus im vorderen Ende der Urmundrinne dicht hinter deren Vorderlippe. Diese wird unter Vermehrung ihrer Zellen zum Teloblastem oder Endwulst und nimmt auch in der Folge die angrenzenden Teile der Urmundrinne nach Verwachsung von deren Seitenlippen in sich auf. Der Endwulst erhält sich also, während sich sein vorderer Teil wie bei den Amphibien in Chorda, Neuralplatte und das Material für die rechts und links von der neugebildeten Chorda abgegliederten Urwirbel scheidet, auf Kosten der Urmundrinne auch bei den Amnioten, und bildet wie bei den Anamnien ein wichtiges Primitivorgan für das weitere Längenwachstum der embryonalen Achsenorgane.

Die Bildung der Neuralplatte geschieht durch horizontale Abspaltung der oberflächlichen prismatischen Zellen des Endwulstes von den zur Chordabildung bestimmten Zellmassen, deren seitliche Abgrenzung zur Bildung der Urwirbelplatten führt. Sie werden peripher durch eine senkrecht einspringende Kerbe von der Urogenitalplatte getrennt. Von dem unter ihr gelegenen Enteroderm bleibt die Chorda von Anfang an getrennt. Der Blastoporus verstreicht entweder dauernd durch die Zunahme des Endwulstes bei vielen Säugern und Sauropsiden, oder er besteht zeitweise sehr deutlich, z. B. bei manchen Wasservögeln, dem Hunde, bei den Affen und bei dem Menschen. Der Blastoporus schwindet dann nicht durch Einbeziehung in den Endwulst, sondern bleibt einige Zeit bestehen und wechselt seinen Ort, indem er nach hinten „wandert". Während er nämlich von vorn her durch Aneinanderlagerung seiner Ränder verwächst, öffnet er sich nach hinten weiter. So kommt es, daß in diesem Falle der Blastoporus zwar stets hinter dem Endwulst gelagert ist, daß aber beide auf Kosten der immer kürzer werdenden Urmundrinne immer weiter kaudalwärts rücken, bis schließlich die Urmundrinne nur noch als kurzes Überbleibsel der einst so auffallenden Bildung übrigbleibt (vergleiche die Fig. 77 *A* mit 83 *A*).

Bei Reptilien und Vögeln sieht man bei der Einbeziehung des sich schließenden Blastoporus und des vorderen Teiles der verwachsenen Seitenlippen der Urmundrinne in den Endwulst die noch mehr oder weniger deutliche paarige Anlage des hinteren Chordaendes

(Schildkröten-, Enten- und Dohlenembryonen). Bei den von mir untersuchten Säugetieren habe ich nur Spuren dieser bilateralen Verschmelzung des hinteren Chordaendes im Bereiche des Blastoporus gesehen, der einmal geschlossen meist dauernd verschwindet und nicht, wie bei den Sauropsiden, nach hinten wandert. Auch im Endwulst findet sich keine Spur einer bilateralen Verwachsung mehr. Es sind eben in der Regel alle Einzelvorgänge des ganzen Prozesses bis zur Unkenntlichkeit verwischt. Der Schwund des Blastoporus verhindert natürlich auch die Ausbildung eines Canalis neurentericus, für dessen Auftreten das Bestehenbleiben eines Blastoporus auch nach Schluß des Neuralrohres Vorbedingung ist. Wird dagegen ein offener Blastoporus von den verwachsenden Medullarwülsten überdeckt, dann besteht auch bei Amnioten, z. B. beim Menschen, zeitweise ein Canalis neurentericus.

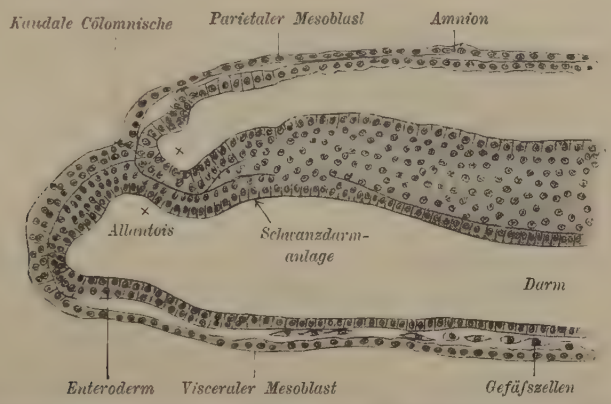



Fig. 128. Medianschnitt durch das Hinterende eines 16 Tage alten Schafembryos mit fünf Urwirbelpaaren. Vergr. etwa 200 : 1. Zwischen × × liegt die Aftermembran.

In der Folge wird der Endwulst zur Schwanzknospe und zum Schwanze, d. h. zur Fortsetzung der cölomlosen Rumpfachse (Chorda, Aorta, Neuralrohr, Urwirbel, Haut), in welche auch der Darm zeitweise einen hohlen Fortsatz, den Schwanzdarm, hineintreibt. Canalis neurentericus und Schwanzdarm werden aber bald in einen soliden Epithelstrang umgewandelt, der nach kurzem Bestehen schwindet. Ein solcher nach Länge und Zahl seiner Urwirbel und damit an Länge bei den Amnioten sehr wechselnder Schwanz wird in unverkennbarer Weise auch beim menschlichen Embryo angelegt (Fig. 111), bleibt aber klein und erhält sich nur als Rudiment (Steißbeinwirbel, -muskeln, -gefäße und -nerven), zwischen den Gesäßmuskeln verborgen, zeitlebens.

Bei 3 mm langen menschlichen Embryonen ist die Schwanzknospe noch unsegmentiert und enthält den postanalen Darm. 4—6 mm lange Embryonen besitzen schon einen deutlichen Schwanz, und bei 9 mm langen Embryonen beträgt der

Schwanz fast ein Viertel der Gesamtlänge des Embryos. Bei 9—12 mm langen Embryonen enthält der Schwanz mindestens 8 Kaudalsegmente.

Der Schwanz gliedert sich in den segmentierten Wirbelschwanz und in den wirbellosen bald im Wachstum zurückbleibenden Teil, den Schwanzfaden (siehe auch Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane), in welchen das Rückenmark noch bis zur Basis hereinreicht. Bei Embryonen von 15 mm bildet der Schwanz nur noch einen äußerlich sichtbaren Kaudalhöcker (Fig. 127). Die Wirbelsäule biegt sich ventral ein, und es entsteht über dem Kaudalhöcker der Steißhöcker (Fig. 127). Der Schwanzfaden wird nun, während der Wirbelschwanz in der Gesäßspalte verschwindet, ebenso wie die Bindegewebsreste, welche ihn an die Steißbeinspitze befestigen, das Ligamentum caudale, und der in ihm gelegene Rückenmarksrest langsam kopfwärts verschoben. Das in kranialer Richtung schwindende Rückenmark bildet zunächst noch ein feines Röhrchen, das Filum-

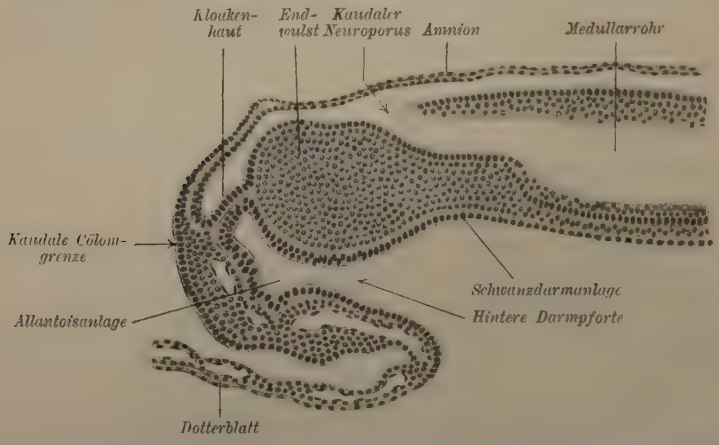



Fig. 129. Medianschnitt durch das Hinterende eines Hundeembryos von 18 Tagen 4 Stunden nach der ersten Begattung mit 16 Urwirbelpaaren. Vergr. etwa 100:1.

terminale. Es verliert später seinen Zusammenhang mit dem Schwanze, und nur der kaudale Rückenmarkrest kann an der Schwanzspitze als Endbläschen noch bestehen bleiben.

Bei 25 cm langen Embryonen bestehen die vom Neugeborenen bekannten Verhältnisse. Der Schwanzfaden ist verschwunden, und an seiner Stelle stößt man in der Höhe des zweiten bis vierten Steißwirbels auf eine wechselnd deutliche kleine Einziehung, die Steißbeingrube, Foveola coccygea. Zwischen ihrem Boden und den Wirbeln findet sich ein cystöser Hohlraum, das Rückenmarksbläschen und das Ligamentum caudale; beides die letzten Reste des Schwanzrudimentes.

Es werden somit, da beim menschlichen Embryo in der Regel 38—39 Wirbel angelegt und 34 ausgebildet werden, mindestens vier Schwanzwirbel zurückgebildet. Dies deutet darauf hin, daß die Vorfahren des Menschen mehr Schwanzwirbel besessen haben, als im Steißbeine des jetztlebenden Menschen erhalten sind.

Die verwickelten Rückbildungsvorgänge am Medullarrohr, der Chorda, dem Canalis neurentericus und dem Schwanzdarm können zu Anomalien führen, welche für den Erwachsenen pathologische Bedeutung haben. Abgespaltene Chordareste an der Steißbeinspitze und ein kleiner Knoten aus Chordazellen hinter dieser bilden die Ursache der als „kaudale Chordome“ bekannten Geschwülste. Weiter be-

obachtet man nicht selten mehrfache Verschmelzungen der beiden seitlichen Rückenmarkshälften, die den ursprünglich einheitlichen Zentralkanal in 2—3 Lichtungen — ich habe beim Hühnchen sogar 5 beobachtet — zerlegen. Damit ist die Möglichkeit pathologischer Cystenbildung gegeben. Abnormes Bestehenbleiben des kaudalen Medullarabschnittes kann ebenfalls zu Cystenbildungen dicht unter der Haut im Bereiche des Steißbeines führen. Die Reste des neurenterischen Kanals und Schwanzdarmes sind nicht voneinander abgrenzbar; sie können als Epitheliinseln bestehen bleiben und zu Cysten usw. Veranlassung geben.

Auch bei den Säugetieren (sehr schön bei den Wiederkäuern und Schweinen) treten Schwanzfäden oder kugelige Schwanzknospen auf, und auch bei ihnen kommen die peripherstен Wirbelanlagen nicht zur vollen Entwicklung, sondern verschmelzen noch knorpelig miteinander. Die Reduktion der Weichteile und der Schweifspitze kann aber auch noch weiter auf die Schweifwirbelsäule übergreifen

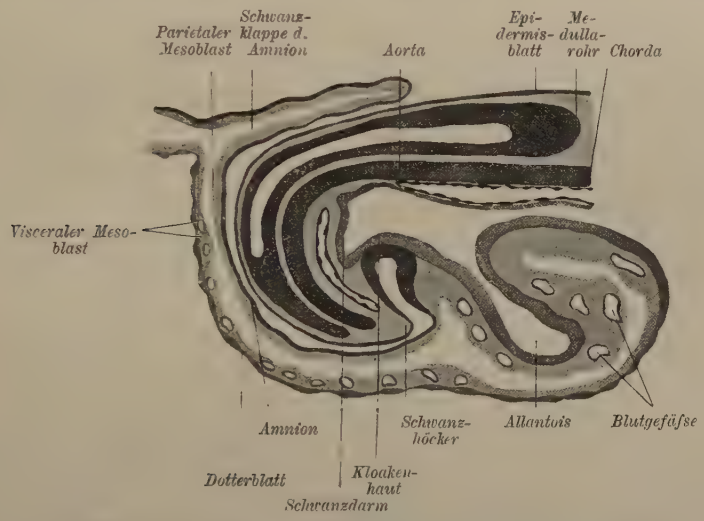



Fig. 130. Medianschnitt durch das Hinterende eines Dohlenembryos mit Schwanzkappe des Amnion und Extremitätenstummeln (halbschematisch).

und sich zur erblichen, mit Mißbildung der Schwanzwirbelsäule gepaarten (bei Pferden, Füchsen, Hunden und Katzen beobachteten) Stummelschwänzigkeit oder Schwanzlosigkeit steigern, die man irrigerweise bei Hunden und Katzen als eine Vererbung der durch Kupieren des Schwanzes bedingten Verstümmelung und als einen Beweis für Vererbung von Traumatismen, d. h. mechanischer Verstümmelungen, angesehen hat. Ich habe durch vergleichend anatomisch-embryologische Untersuchungen gezeigt, daß die „Stummelschwänze“ mit Verletzungen der Schwänze der Eltern nichts zu tun haben. Beim Menschen kommen ausnahmsweise schwanzartige Anhänge vor, deren Bedeutung als „Schwanzrudiment“ aber nur auf Grund anatomischer Zergliederung von den vielen am hinteren Leibesende beobachteten Anhängen unterschieden werden kann.

Die Bildung der Kloake vollzieht sich bei den Amnioten aus dem hinteren Teil der Urmundrinne.

Bei Embryonen vom Schafe und Kaninchen mit zwei Urwirbelpaaren verbindet ein dicht vor der kaudalen Umschlagstelle des Amnion

gelegener Epithelstrang als Rudiment der Blastoporusöffnung das Ende die Urmundrinne mit dem Enteroderm. Nach sehr kurzem Bestand erleidet dieser Epithelstrang eine Kontinuitätstrennung in der Quere, und an seiner Stelle entsteht eine epitheliale Doppellamelle, die Kloakenhaut oder Aftermembran.

Bei anderen Säugern habe ich bis jetzt vergeblich nach einem solchen Strang gesucht. Aber auch bei ihnen entsteht sehr früh eine Kloakenhaut (Fig. 89 $S_6$, Fig. 128 zwischen $\times$—$\times$ und Fig. 129). Sie liegt ursprünglich an der dorsalen Fläche des Embryos hinter dem Endwulst und nach Umbildung des Endwulstes zur Schwanzknospe ventral von dieser. Während der ventralen Einrollung des hinteren Embryonalendes um eine Transversalachse kommt sie in die definitive Afterregion unter der Wurzel des inzwischen angelegten Schwanzes zu liegen.

Gleichzeitig ist auch die letzte Spur der Urmundrinne verschwunden.

Der Durchbruch der Kloakenhaut erfolgt unter Lockerung ihrer beiden Epithelblätter verhältnismäßig spät, bei Hühnerembryonen zwischen dem 6.—7. Bebrütungstage, bei Schafembryonen von 27 Tagen und fast 2 cm Länge und bei Schweineembryonen von etwa derselben Länge. Bei einem 1,5 cm langen Katzenembryo bestand noch die Kloakenhaut. Genaueres über diesen Durchbruch und über die Bildung des Afters ist bei der Schilderung der Anlage der äußeren Geschlechts- oder Begattungsorgane zu finden.

Mit der ventralen spangenartigen Einrollung des Embryonalkörpers kann sich eine namentlich bei Reptilien, weniger bei Vögeln und Säugern und am wenigsten beim Menschen auffällige Spiraldrehung des Körpers um die Längsachse verbinden.

Die noch dünne Brustwand wird durch das große Herz, die durchscheinende Bauchwand durch die umfangreiche Leber stark hervorgewölbt. Mit zunehmender Ausbildung der Brust- und Baucheingeweide rollt sich dann der Embryo wieder auf (Fig. 127).

## 12. Die Entwicklung der Gliedmaßen.

Das vergleichende Studium der Entwicklung der im Zusammenhange mit der Lebensweise so verschieden gestalteten Wirbeltiergliedmaßen ist ebenso reizvoll wie schwierig.

Man unterscheidet bei den im Wasser lebenden Wirbeltieren die unpaaren Flossensäume oder Pinnae von den paarigen in wechselnder Anzahl vorhandenen Extremitäten oder echten Flossen, den Pterygien (*πτερύγιον* = äußerster, abwärts hängender Teil von einer Flosse). Wassertiere mit zwei Flossenpaaren nennt man Tetra-

pterygier (*τέτρα* = vier) im Gegensatze zu den vierfüßigen Landtieren oder Tetrapoden (*ποῦς* = der Fuß).

Die Flossen funktionieren bei der schlängelnden Bewegungsweise der Tiere im Wasser als Bewegungs-, Steuer- und Gleichgewichtsorgane.

Ein einheitlich unpaarer über den ganzen Rücken und einen großen Teil der Bauchfläche des Körpers verlaufender Flossensaum findet sich nur bei Acraniern, so z. B. bei Branchiostoma.

Bei Kranioten ist dieser einheitliche Flossensaum weniger entwickelt (wie z. B. beim Aale), oder er zerfällt in einzelne Pinnae. Die erste Entwicklung der Pinnae besteht in leistenförmigen Verdickungen der medianen Epithelien des sonst flachzelligen Epidermisblattes, das sehr bald eine mediane Falte bildet. Zwischen die Faltenblätter wuchert Bindegewebe ein und drängt die Faltenschenkel auseinander. Durch Rückbildung von Teilen einer einheitlich angelegten Flossensaumstrecke entsteht bei den meisten Fischen die in Form und Größe sehr wech-

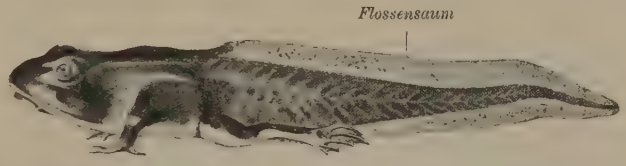



Fig. 131. Froschlarve mit Flossensaum und Extremitäten.

selnde Rücken-, Schwanz- und Analflosse. Daneben kennt man noch gesondert von der einheitlichen Anlage auftretende Pinnae. Bei Larven der vierfüßigen Amphibien während des Wasserlebens gebildete Pinnae werden mit Beginn des Landlebens zurückgebildet (so z. B. beim Frosch), oder sie erhalten sich zeitlebens; doch sind sie nicht alle ohne weiteres mit den Pinnae der Fische als gleichwertig zu betrachten. Auch die unpaare Schwanzflosse der wasserlebenden Säugetiere ist eine besondere Bildung.

Im Gegensatze zu den unpaaren Pinnae entstehen Pterygien aus horizontalen Flossenleisten, deren Verlauf im allgemeinen der Flossenanheftung am Körper der fertigen Tiere entspricht.

In die zuerst nur häutigen Anlagen der Pinnae und Pterygien können später Muskeln und stützende Elemente in Gestalt von Hornfäden und Knochen einwachsen.

Da eine einwandlose Ableitung der Extremitäten der Vierfüßler von den Pterygien der Fische noch Schwierigkeiten macht, beschränken wir uns auf die Schilderung der Extremitätenentwicklung bei den vierfüßigen Wirbeltieren.

Bei den Amphibien legen sich die paarigen Extremitäten gleichzeitig als kleine Knospen, noch während des Bestehens des Flossen-

saumes, an. Die vordere Extremität der Frösche entwickelt sich in der Kiemenhöhle und durchbricht erst nach der Gliederung in Ober- und Unterarm das Operculum, welches an dieser Stelle ebenso wie nach Entwicklung der Extremitäten der ganze Ruderschwanz der Anurenlarve resorbiert wird (vgl. Fig. 112 und 131).

Bei den Amnioten geschieht die erste Anlage der Extremitäten in Form einer mitunter sehr deutlichen, am peripheren Rande der Stammzone dicht hinter der Kiemenregion beginnenden und bis zum Bauchende verlaufenden Mesenchymleiste, der Extremitäten- oder Wolffschen Leiste, deren Zwischenstrecke aber sehr bald schwindet. Aus dieser Leiste sondern sich (Fig. 110) die kurzen schaufelförmigen Extremitätenhöcker. Sie zeigen wie die Flossenanlage eine dorsale und ventrale Fläche und einen kranialen und kaudalen Rand. Die Anlage der Brustgliedmaße entsteht zuerst und eilt der Beckengliedmaße in der Entwicklung stets etwas voraus. Die Extremitätenhöcker bestehen aus Mesenchym, dessen Epidermisüberzug sich am Rande des Höckers zu der Epidermis- oder Endkappe, verdickt.

Jede Gliedmaßenanlage bezieht ihre Muskeln von mehreren Myotomen und ihre Innervation von mehreren Rückenmarksnerven. Die Extremitäten werden nur von den ventralen Ästen des Plexus brachialis und lumbosacralis innerviert, gehören also zur Parietalzone, deren Haut und Muskulatur ebenfalls nur von ventralen Spinalnervenästen versorgt werden.

Die zur Zeit ihrer ersten Anlage etwas kaudal- und ventralwärts gerichteten Extremitätenstummel grenzen sich mit zunehmender Größe schärfer ab und lassen zugleich ihre in distaler Richtung sich vollziehende Gliederung erkennen. Das schaufel- oder plattenförmig verbreiterte Ende setzt sich als Anlage der Hand an der Brust-, als Anlage des Fußes an der Beckengliedmaße scharf gegen das in den Unterarm resp. Unterschenkel umgewandelte Stück ab; das proximalste Stück wird Oberarm resp. Oberschenkel. Oberarm und Unterschenkel sind zuerst mit dorsal und dann nach hinten gerichteten Ellenbogen resp. Knieen voneinander abgeknickt (siehe Fig. 125 und 126).

Beide Gliedmaßenpaare wenden ihre Beugeflächen medial-, ihre Streckflächen lateralwärts (siehe Fig. 125). Sie nehmen somit eine Stellung ein, welche bei Amphibien (Fig. 131) an der vorderen Extremität zeitlebens besteht. Vom Ende der vierten Woche ab (Fig. 125 und 126) treten an der Hand und an dem Fuße in Gestalt von Einkerbungen diejenigen Differenzierungen auf, welche zur Ausbildung der typischen Zahl von Knochenstrahlen führen. Freie Finger und

Zehen erscheinen beim Menschen erst zwischen der fünften und sechsten Woche und sind am Anfang des dritten Monates noch durch die Interdigitalmembran, eine Art Schwimmhautbildung, miteinander verbunden (embryonale Syndaktylie (*σύν* = zusammen, *δάκτυλος* = Finger, Zehe, Fig. 132). Die Interdigitalmembran schwindet in der Regel, von Mißbildungen abgesehen, bis auf Spuren. Sie kann aber auch (z. B. bei Fischotter, Neufundländerhund, Elch) zu Schwimmhautbildungen weiter ausgebildet werden. Eine überraschende Entfaltung zur Flughaut zeigt sich bei Fledermäusen.

Fig. 132. *A* Dorsal-, *B* Volarfläche der linken Hand des Embryos in Fig. 126.

Die Zahl der Finger und Zehen wird zuerst durch deren leistenartiges Hervortreten auf der Dorsalseite von Hand und Fuß und erst später durch gleichzeitiges Auswachsen über den Rand der Hand- und Fußanlage deutlich (siehe Fig. 127).

Sind im ausgebildeten Zustande, wie z. B. bei Paar- und Einhufern, weniger Finger und Zehen als die typische Fünfzahl vorhanden, so findet man beim Embryo entweder die wohl entwickelten Anlagen für die später wieder verschwindenden Finger und Zehen, oder deren Anlagen sind nur rudimentär, oder sie fehlen, wie z. B. beim Pferdeembryo die Daumen- und Großzehenanlage, gänzlich (Agenesie *α* privativum, *γένεσις*, Entstehung). Ähnliches beobachtet man an den Extremitäten der Vögel. Selbst bei den Embryonen fußloser Echsen (z. B. Blindschleiche) findet sich noch die höckerartige Anlage der Extremitäten. Ebenso ist bei Embryonen der Wale die Anlage der später fehlenden Beckengliedmaße nachgewiesen. Gewiß schöne Beispiele für die Macht der Vererbung und die Richtigkeit des Satzes, daß in der Individualentwicklung noch gänzlich unnütze und längst verlorene Vorfahrenzustände vorübergehend zum Ausdruck kommen.

Im Verlauf ihrer weiteren Ausbildung drehen sich die Brust- und Beckengliedmaßen derart um ihre Längsachsen, daß an ersteren die Streckseite des Oberarms nach hinten und die Beugeseite nach vorn zu liegen kommt, während an letzteren die Streckseite nach vorn und die Beugeseite nach hinten gekehrt wird (siehe Fig. 125, 126 und 127). Diese Drehungen veranlassen unter anderem auch den eigenartigen spiraligen Verlauf des N. radialis. Bei der Beckengliedmaße stehen Unterschenkel und Fuß in primärer Pronation. Der Oberschenkel wird nicht wie der Oberarm schraubenförmig gedreht. Er vollzieht auch mit seinem proximalen Ende die Drehung, welche am Humerus nur das distale Ende macht.

Fig. 133. Schafembryo von etwa zwei Monaten. Natürliche Größe.

Im Mesoblast differenziert sich zuerst das knorpelige, dann das knöcherne Skelet, und über den Endphalangen bilden sich durch früh auftretende Verdickungen des Hornblattes die Hornhülsen (Krallen, Hufe, Nägel usw.).

Als hauptsächlichste Mißbildungen der Extremitäten kennt man abnorme Kleinheit (Mikromelie von μίκρος = klein und μέλος = Glied) oder gänzliches Fehlen der oberen oder der unteren oder gar beider Extremitätenpaare (Amelie α privativum, μέλος) sowie eine ganze Reihe von mehr oder minder auffallenden Störungen in der Formbildung (z. B. dauernde Syndaktylie).

Verminderung der Finger und Zehen unter die für die Familie typische Zahl wird als Hypo-, deren Vermehrung als Hyperdaktylie bezeichnet. Meist handelt es sich bei letzterer um Vermehrung durch abnorme Spaltbildung, sehr selten um wirklichen Rückschlag zu einer fingerreicheren Stammform, z. B. durch Ausbildung von Afterhufen und von den zu den Griffelbeinen gehörigen Zehen oder Fingern bei den Pferden.

Die verschiedene Gliederung von Hand und Fuß veranlasst mit der wechselnden Entwicklung des Schweifes, abgesehen von den Physiognomien, vom zweiten Monat an immer größere Unterschiede der anfänglich einander oft sehr ähnlichen Säugetierembryonen.

# IV. Die Embryonalanhänge, Decidua, Placenta.

## Allgemeines.

Bestimmend für das Auftreten und die Ausbildung der Eihüllen und Embryonalanhänge der verschiedenen Wirbeltiere ist das Medium, in welchem die Entwicklung verläuft, die Art der Fruchtablage, sofern es sich um eierlegende oder lebendig gebärende Organismen handelt, und die wechselnde Dottermenge der Eizelle.

Die sekundären (Oolemma) und tertiären Eihüllen (Gallert- oder Eiweißschicht) bestehen bei oviparen, im Wasser lebenden Anamnien

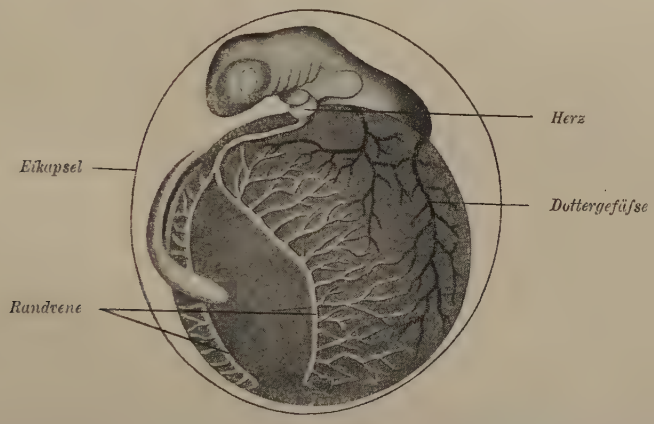



Fig. 134. Embryo eines Knochenfisches, kurz vor dem Ausschlüpfen (halbschematisch). Die aus den vereinigten Randvenen hervorgegangene vordere Dottersackvene leitet das Blut aus der Dottersackwand zum Herzen.

und bei den oviparen luftlebenden Amnioten, bis sie von den Embryonen durch energische Bewegungen beim Ausschlüpfen gesprengt werden. Fisch- und Amphibienembryonen liegen nackt in ihren Eihüllen (Fig. 134). Die Embryonen der Amnioten entwickeln dagegen neben dem Dottersack noch als Amnion (*ἀμνίον* = Schafhaut, weil sie vermutlich bei trächtigen Schafen zuerst beobachtet wurde), Chorion (*χόριον* = Lederhaut, Zottenhaut) und Allantois (*ἀλλαντοειδής* = wurst- oder schlauchförmig, wegen ihrer Schlauchform bei Schafen und Schweinen) sehr eigenartige Embryonalanhänge, die sie beim Ausschlüpfen oder bei der Geburt abwerfen. Das Fehlen oder die Ausbildung eines Amnion bedingt die Unterscheidung zwischen Amnionlosen oder Anamnien und Amniontieren oder Amnioten.

Die wechselnde Menge des Dotters beeinflußt die Furchung und Keimblasenbildung, besonders aber die Umbildung der

Bauchwand und eines Teiles des Mitteldarmes zum Dottersack. Bei den holoblastischen, mit einer mäßigen Dottermenge ausgestatteten Amphibieneiern werden die Dotterelemente bei der Furchung in alle Embryonalzellen, vor allem aber in die Dotterzellen am vegetativen Pole der Blastula und Gastrula verteilt und nach Bildung des primitiven Darmes, soweit sie nicht das Enteroderm bilden, verdaut. An Amphibien und Fischembryonen dieses Stadiums ist die Bauchwand und der Mitteldarm durch den in ihm gelegenen Dotterklumpen mehr oder weniger sackartig vorgetrieben (Fig. 56 und 112). Dieser erweiterte Teil des Embryonalkörpers wird als Dottersack oder Saccus vitellinus bezeichnet. In Quer- und Längsschnitten besteht die Wand des Dottersackes aus zwei konzentrischen Schichten, nämlich aus der von dem Dotterblatt und dem visceralen Mesoblast gebildeten Darmausbuchtung, dem Darmdottersack, und aus der durch das Cölom von diesem getrennten Hautausbuchtung, dem Hautdottersack.

Ist der Dottersack sehr umfangreich, dann kann er mit dem Embryo durch einen wechselnd weiten Dottergang, der ebenfalls aus einem Darm- und Hautdottergang besteht, zusammenhängen. Parallel der fortschreitenden Resorption des Dottermaterials verkleinert sich der Dottersack und schwindet schließlich dadurch, daß die Wand des Darmdottersackes in die Wand des Darmes, die Wand des Hautdottersackes in die Bauchhaut einbezogen wird (Fig. 53, 58 und 112).

Bei den dotterreichen Keimen der Meroblastier bilden dagegen die Blastomeren die flache, auf der großen Dotterkugel ausgebreitete Keimhaut, die allmählich, sich peripher ausbreitend, die Dotterkugel umwächst und sie schließlich sackartig einhüllt (Fig. 135). Je größer die Dotterkugel, um so langsamer vollzieht sich deren Umwachsung, und der Embryo erreicht, wie z. B. bei den Sauropsiden, noch ehe die Keimhaut den Dotter vollkommen umschließt, schon eine hohe Entwicklungsstufe (Fig. 138 *A*).

Bei den holoblastischen Ichthyopsiden wird der ganze Keim zum Embryo. Bei den Meroblastiern scheidet sich die Keimhaut in den zentralen Embryonalbezirk, aus welchem sich der Embryo entwickelt, und in den außerembryonalen Bezirk zur Bildung der embryonalen Anhangsorgane (Fig. 135).

## 1. Die Embryonalanhänge der Sauropsiden.

Als Grundlage der nachstehenden Schilderung dient im wesentlichen das leicht zu beschaffende Hühnerei.

## 1. Dottersack.

Durch die Spaltung des Mesoblasts in der die Dotterkugel umwachsenden Keimhaut wird wie bei den Amphibien ein Darm- und Hautdottersack gebildet. Beide hängen am Gegenpol noch durch eine ungespaltene Mesoblastmasse zusammen.

Der viscerale Mesoblast des Darmdottersackes enthält den Gefäßhof, die Area vasculosa, welche durch die aus den primitiven Aorten entspringenden Dottersackarterien gespeist und von der Randvene, dem Sinus terminalis, begrenzt wird. Aus diesem fließt das Blut durch die vor dem Kopfe des Embryos verlaufenden vorderen Dottervenen oder Venae vitellinae anteriores in den Embryo zurück (Fig. 137). Peripher von der Area vasculosa liegt der gefäß- und mesoblastlose, nur aus Dotterblatt und Ektoblast bestehende Dotterhof, die Area vitellina. Sein peripherer Rand, der Umwachsungsrand (vgl. Fig. 82 und 138) überschreitet den Äquator und errreicht den Gegenpol.

Der Gefäßhof breitet sich auf Kosten des Dotterhofes immer weiter peripher aus. Nach Schluß der vom Umwachsungsrand begrenzten Öffnung am Gegenpol wird der Dotterhof durch den Gefäßhof verdrängt und die Dottermasse in dem Darmdottersacke eingeschlossen. Durch den Dottersackstiel und den in diesem enthaltenen Dottergang hängt der Dottersack mit dem Darme des Embryos am Darmnabel zusammen (Fig. 136).

Die durch das Exocöl abgetrennte, aus dem parietalen Mesoblast und dem Ektoblast bestehende Schicht, welche bei Anamnien zum Hautdottersack wird, hängt am Hautnabel mit der Bauchwand des Embryos ebenfalls zusammen, wird aber bei den Amnioten zur Bildung des Amnion und amniogenen Chorion verbraucht (Fig. 136). Der Hautnabel umschließt ringförmig den Dottersackstiel und den Allantoisstiel.

## 2. Amnion und amniogenes Chorion.

Das Amnion der Sauropsiden ist ausnahmslos ein Faltenamnion, d. h. es wird durch Falten des Epidermisblattes und des parietalen Mesoblasts gebildet, die sich um den Embryo erheben und über ihm verwachsen.

Die Grundlage des Faltenamnion ist im wesentlichen die als heller Fruchthof bezeichnete, den Embryo umgebende (Fig. 81), aus Ektoblast und Dotterblatt bestehende Zone. In diese ursprünglich mesoblastfreie Zone wächst der Mesoblast ein, bis auf eine unter dem Kopfe gelegene mesoblastfreie Stelle, das primäre Proamnion (manche Vögel, Schildkröten und Beuteltiere, Ameisenigel, Fig. 79 und 82). Erst später schiebt sich auch in die aus ihm hervorgehende Kopf- oder Proamnionfalte (Fig. 107) Mesoblast ein. Das Proamnion ist

also nur eine vorübergehende Bildung. Ist die Kopffalte, was ebenfalls vorkommt, von Anfang an mesoblasthaltig, dann besteht entweder wie bei vielen Vögeln und höheren Säugetieren überhaupt kein Proamnion, oder es kann durch nachträgliche Verdrängung des Mesoblastes unter der Stirnseite des Kopfes ein vorübergehendes sekundäres Proamnion auftreten.

Die Kopfkappe des Amnions erhebt sich als mondsichelförmige Falte, schiebt sich von vorn her über den Kopf und Nacken des Embryos und hüllt ihn kapuzenartig am Ende des zweiten Brüttages ein (Fig. 80 und 137). An den Seiten des Embryos erhebt sich das Dach des Exocöls als Seitenfalten (Fig. 80) und hinter dessen Schwanzende als die meist viel später auftretende Schwanzkappe des Amnion (Fig. 137). In Rückenansicht ist der Embryo durch die um den noch weiten Hautnabel verlaufende Grenzrinne von den Amnion-

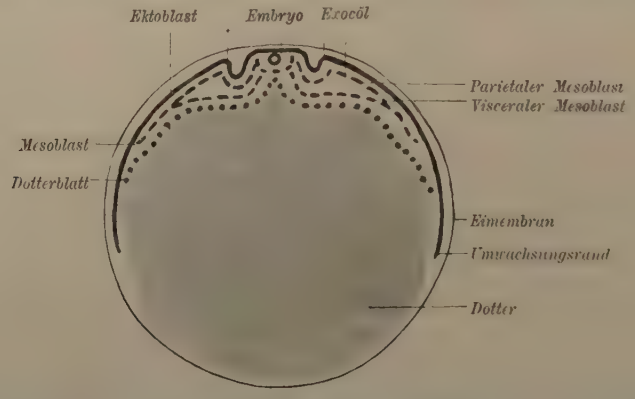



Fig. 135. Querschnittschema durch die sich erhebenden Amnionfalten eines Sauropsiden. Die Kreuzchen bezeichnen die Scheitel der sich erhebenden Amnionfalten.

falten abgegrenzt. Alle Amnionfalten bestehen (nachdem der Mesoblast auch in das Proamnion eingewachsen ist) aus einer Grundlage von parietalem Mesoblast und einem Überzug aus Ektoblast. Doch ist die Lagerung am äußeren und inneren Faltenblatt eine entgegengesetzte, aus der Bildung der Falten leicht verständliche. Am inneren Faltenblatt (Fig. 136) liegt der Ektoblast nach innen und wird zum Amnionepithel, am äußeren liegt er nach außen und wird zum Epithel des Chorions. Der Rand der Kopffalte schiebt sich immer weiter nach hinten, der der Schwanzfalte nach vorn. Ebenso nähern sich die Scheitel der immer höher werdenden Seitenfalten über dem Rücken des Embryos. Schließlich berühren sich sämtliche Faltenscheitel und verwachsen entweder konzentrisch oder linear. Im ersten Falle besteht vorübergehend eine rundliche Öffnung an der Verwachsungsstelle, der Amnionnabel. Er führt, solange er offen ist, durch den Amniongang in die Amnionhöhle. Der in seiner Länge wechselnde Amnion-

gang wird später zum soliden Amnionnabelstrang. Im Falle einer linearen Verwachsung durch eine Amnionnaht (wie z. B. beim Hühnchen) bildet sich über dem Rücken des Embryos eine sagittale Doppelplatte, ein Mesamnion, welches das Amnion mit dem äußeren Faltenblatt verbindet (manche Vögel, viele Reptilien und Beuteltiere). In beiden Fällen aber löst sich früher oder später der Zusammenhang des Amnions mit dem Außenblatte. Dadurch ist dann ein getrenntes zweifaches Hüllensystem um den Embryo entstanden: Das aus dem inneren Faltenschenkel hervorgegangene, am Hautnabel des Embryos beginnende Amnion umhüllt den Embryo dicht als feine durchsichtige Haut. Die aus dem äußeren Faltenschenkel gebildete Schicht, das amniogene Chorion, überdeckt kalottenartig den vom Amnion um-

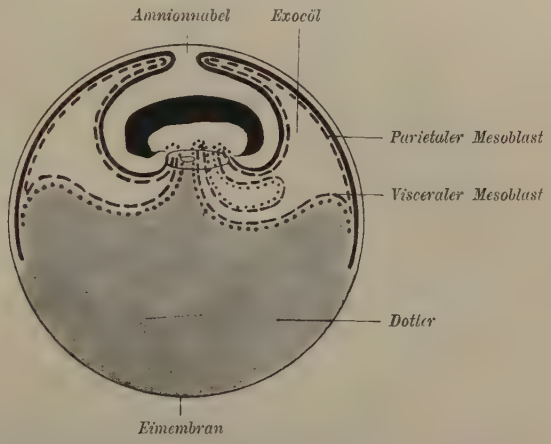



Fig. 136. Längsschnittschema durch die Amnionfalten eines Sauropsiden. Körper- und Darmnabel sind durch zwei konzentrische Kreise markiert.

schlossenen Embryo und seine Anhänge und reicht als Dach des Exocöls schließlich bis zum Gegenpol. Ich nenne diese Schicht „amniogenes" Chorion, weil ihre Bildung an die Entstehung des Amnion geknüpft ist.

Der alte für das amniogene Chorion gebräuchliche Name „seröse Hülle" führt zu falschen Vorstellungen. Die Ektoblastschicht des amniogenen Chorion schichtet sich sehr bald und scheidet sich in eine tiefe und oberflächliche Lage. Dadurch unterscheidet sich also diese Schicht schon im Bau von den serösen Häuten, deren Epithelbelag stets einschichtig ist. Dieser Teil des Ektoblasts übernimmt dann bei den Viviparen neue Leistungen, nämlich die Aufnahme und Verarbeitung der im Uterus gebotenen Nährstoffe und damit Funktionen, die man an „serösen" Häuten in dieser Art niemals beobachtet.

Bei den Sauropsiden sind Amnion und amniogenes Chorion zunächst vollkommen gefäßlos. Am 11. Tage der Bebrütung wachsen beim Hühnchen in das Amnion Gefäße aus der embryonalen Bauchwand und aus dem inneren Blatt der Allantois ein. Die Blut-

gefäße beider Systeme anastomosieren schließlich. Das amniogene Chorion erhält später Gefäße durch die Nabelblase oder durch die Allantois (siehe unten).

Unter zunehmender Ausscheidung eines Transsudates aus den embryonalen Gefäßen, der Amnionflüssigkeit, nimmt das Amnion rasch an Weite zu. In der Mesoblastwand des Amnion entwickeln sich sehr früh kontraktile Zellen, deren rhythmische Bewegungen vom fünften Brüttage ab im eröffneten Ei auffallen. Gegen Ende der

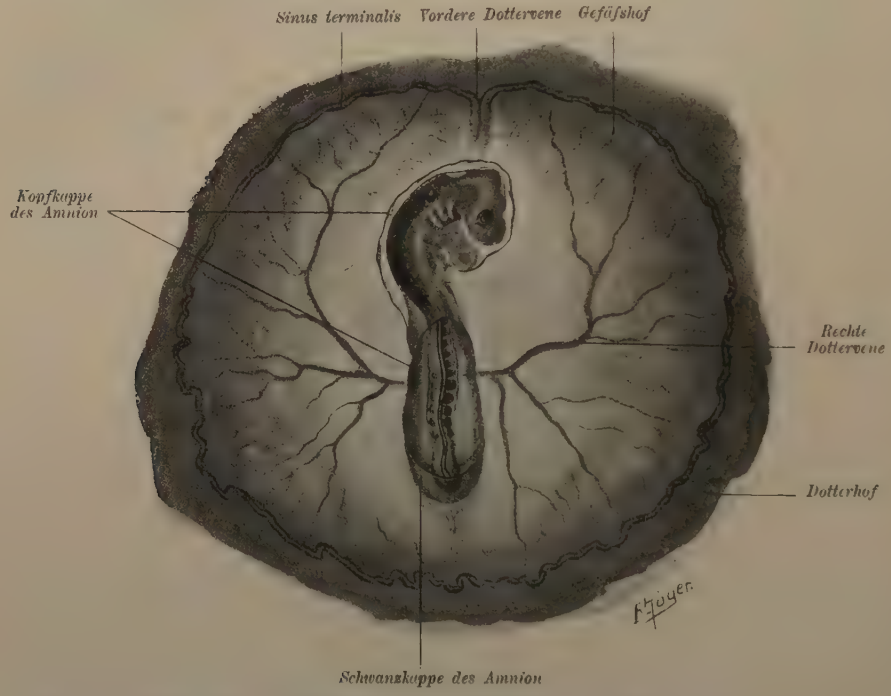



Fig. 137. Flächenbild vom Hühnchen mit sich bildenden Amnionfalten. Vergr. etwa 4:1. Die Eimembran ist entfernt, man sieht durch das amniogene Chorion Embryo und den Gefäßhof.

Bebrütung nimmt die Menge des Liquor amnii ab, und das Amnion umhüllt den herangewachsenen Embryo wieder dichter.

Nicht bei allen Sauropsiden verläuft die Amnionbildung nach dem vom Hühnchen beschriebenen Typus, sondern zeigt nach Zeit und Art der Anlage bedeutende Variationen. So bildet sich das Amnion beim Chamäleon um den noch schildförmigen Embryo aus einer Ringfalte. Die Anlage der Schwanzfalte unterbleibt ganz bei den Schildkröten, und es kommt dann beim Amnionschluß an Stelle der linearen Amnionsnaht zur Bildung eines sehr auffallenden röhrenförmigen, hinter dem Schweifende gelegenen Amnionganges. Auch über dem Kopfende kann sich ein solcher, wenn die Kopfkappe klein

bleibt, bei manchen Vögeln ausbilden und längere Zeit am Amnionnabel münden. Diese Variationen sind für das Verständnis der auch bei den Säugetieren und bei dem Menschen auftretenden Eigentümlichkeiten von Bedeutung.

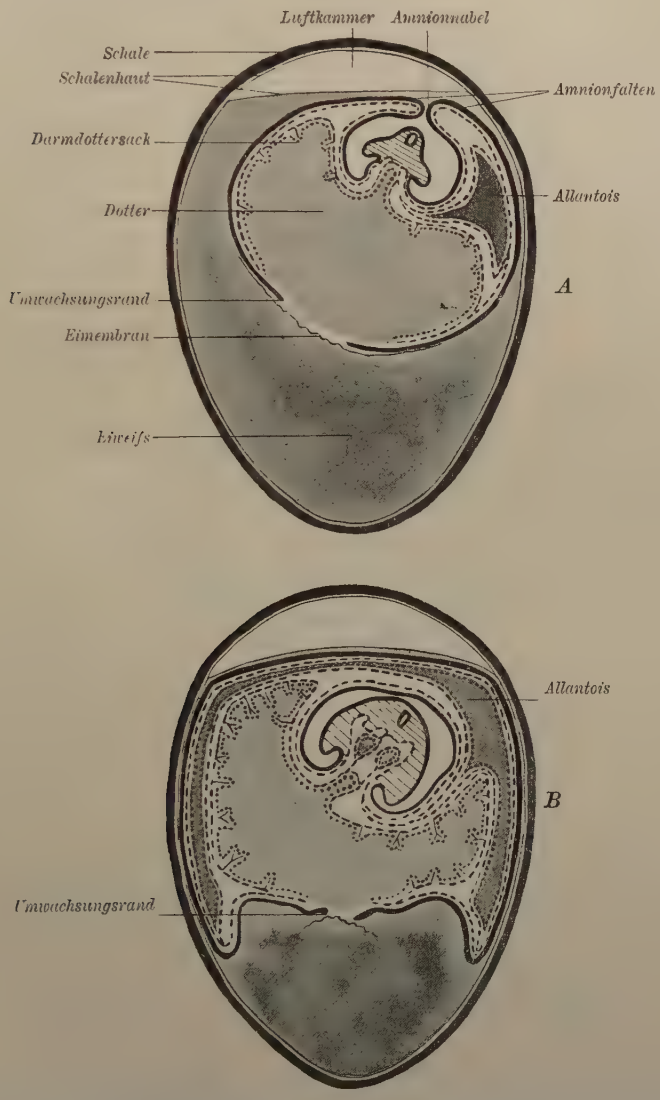



Fig. 138 *A* und *B*. Schemata der Eihüllen und Embryonalanhänge des Hühnchens, nach Duval. Die Lage des Embryo im Ei wechselt bei horizontal liegenden oder mit dem stumpfen Pole nach oben bebrüteten Eiern.

Die Entstehung des Amnion und amniogenen Chorion durch Faltenbildung hängt ursprünglich offenbar mit dem Einsinken des Embryo in das unter ihm gelegene durch zunehmenden Dotterverbrauch schlaff gewordene Gebiet der Keimhaut zusammen, das ihn nun faltenartig umgibt und schließlich über ihm verwächst.

Bei der Verlegung der Entwicklung aus dem Wasser auf das Land hat sich die so entstandene Hülle und die Abscheidung von Amnionflüssigkeit bewährt, sofern durch sie der Embryo vor Vertrocknung geschützt wurde.

### 3. Allantois.

Wir untersuchen die Bildung der Allantois zunächst wieder beim Hühnchen.

Während der Bildung des Amnion und amniogenen Chorion entsteht beim Hühnchen gegen Ende des zweiten Brüttages auf der Bauchseite des Embryo an der Grenze zwischen dem embryonalen und außerembryonalen Bezirk ein aus visceralem Mesoblast bestehender kleiner Höcker, der Allantoishöcker, die erste Anlage der

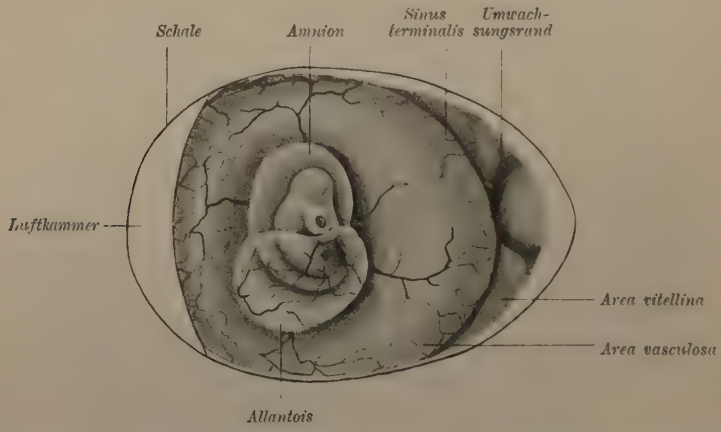



Fig. 139. Hühnerembryo im Amnion mit Allantois auf dem Dottersack innerhalb der Eischale, nach Entfernung des amniogenen Chorions. Nach Duval.

Allantois oder des Harnsackes. In diesen Höcker wächst Enteroderm hinein, und es bildet sich in ihm die mit der Darmhöhle zusammenhängende Allantoishöhle. Die Allantois erscheint nun als eine bläschenförmige Ausbuchtung der Darmwand. Als solche ist sie auch zuerst in der Stammesgeschichte aufgetreten. Sie wird kaudal von der Schwanzknospe überragt (Fig. 130). Mit weiterer Abgrenzung des Enddarmes wird die Allantois etwas nach vorn verschoben und wächst nun als Hohlknospe, deren Stiel hinter dem Dottergange im Hautnabel liegt, zwischen Dottersack, Amnion und amniogenem Chorion in das Exocöl ein (Fig. 136). Hier stößt sie an das amniogene Chorion und legt sich dann von rechts her über den im Amnion eingeschlossenen, mit der linken Seite in einer Vertiefung des Dottersackes gelegenen Embryo (Fig. 139).

Ein von dem Hautnabel umschlossener Gang, der Allantoisgang oder Urachus, verbindet die Allantoishöhle mit der Darmhöhle.

In dem Bindegewebsblatt der Allantois entwickelt sich schon sehr früh ein von zwei aus den primitiven Aorten kommenden Nabelarterien gespeistes Gefäßnetz, aus welchem eine Nabelvene das Blut zum Embryo zurückführt. Die Allantois enthält außerdem später ein sehr entwickeltes System von Lymphgefäßen.

Bei weiterer Ausbreitung bis zur Innenfläche des amniogenen Chorions muß sich die Allantois abplatten (Fig. 138 *A*). Man unterscheidet nun an ihr ein äußeres, an engmaschigen Kapillaren besonders reiches respiratorisches Blatt, das sich von unten her an das amniogene Chorion anlegt und mit ihm (beim Hühnchen am fünften Brüttage) verwächst, und ein inneres oder Muskelblatt mit weiten Kapillarmaschen, das, mit Amnion und Dottersack verwachsend, auch den Eiweißsack umkleidet (Fig. 138 *B*). Das ursprünglich gefäßlose amniogene Chorion wird nun durch die Verbindung mit der Allantois zum gefäßhaltigen Allantochorion.

Das Muskelblatt der Allantois entwickelt wie das Amnion Muskelzellen, verwächst am siebenten Brüttage mit der Außenfläche des Amnion und ebenso gegen Ende der Bebrütung mit dem Dottersack. Nachdem die Allantois pilzhutartig über das Amnion heruntergewachsen ist, trifft sie mit ihren Rändern auf den während der Bebrütung eingedickten und an den spitzen Eipol verlagerten Eiweißrest (Fig. 138). Sie dringt aber nicht zwischen Eiweiß- und Dottersack weiter vor, sondern schiebt sich zwischen Eiweiß und amniogenem Chorion unter der Eischale weiter und umhüllt so als „Eiweißsack" das Eiweiß. Die äußere Wand dieses doppelblätterigen Sackes besteht aus dem Gefässblatt der Allantois, seine innere aber aus deren innerem Blatt und dem amniogenen Chorion, dessen Epithel namentlich bei Singvögeln eigentümliche Papillen oder Leisten bilden kann und das Eiweiß verarbeitet. Dieser Funktion wegen wurde der Eiweißsack mit einer Placenta (siehe diese) verglichen.

Die Allantois funktioniert als embryonaler Harnsack, beteiligt sich durch Bildung des Eiweißsackes an der Ernährung des Embryos und wird gleichzeitig Respirationsorgan. Bei Beginn der Entwicklung besteht die Respiration in einfacher Gewebsatmung, die Zellen geben Kohlensäure ab und nehmen Sauerstoff durch die poröse Schale auf. Dann wird der Gasaustausch eine Zeitlang durch die Dottersackgefäße vermittelt. Schrumpft mit zunehmendem Dotterverbrauch der Dottersack zusammen, so werden seine Gefäße in die Tiefe verlagert und von dem amniogenen Chorion bedeckt, zur Respiration untauglich. Nun übernimmt das dicht unter die Schale und an die Luftkammer vorgeschobene respiratorische Blatt der Allantois diese wichtige Funktion. Jede Störung in der Respiration, z. B. durch Lackieren der porösen Eischale oder durch Verletzung der Allantoisgefäße, unterbricht die Entwicklung und tötet den Embryo.

Noch vor dem Auskriechen wird der Dottersack auch vom Amnion umwachsen und durch Zug der im Amnion und im Muskelblatt der Allantois gelegenen Muskelzellen durch den Hautnabel in die Bauchhöhle aufgenommen. In dieser kann man am ausgeschlüpften Vogel nach Schluß des Hautnabels noch längere Zeit den Rest des Dottersackes als gestieltes, gelbes, gefäßhaltiges, an dem Dünndarm hängendes Klümpchen erkennen. Kurz vor dem Auskriechen atmet das Hühnchen durch die Lungen die in der Luftkammer befindliche Luft. Hierbei veröden die Allantoisgefäße, und der Allantoiskreislauf stockt. Beim Auskriechen trennen sich das gesprengte Amnion und Allantochorion von dem inzwischen geschlossenen Hautnabel und bleiben in der Schale zurück.

## II. Die Embryonalanhänge der Säuger.

### Allgemeine Vorbemerkungen.

Auch bei allen Säugetieren sondert sich der Embryo unter Bildung des Hautnabels vom Dottersacke, während der außerembryonale Bezirk der Keimblase zum Amnion und amniogenen Chorion wird und aus dem Enddarme die Allantois entsteht. Die Übereinstimmung in der Bildung dieser Anhänge mit der von den Sauropsiden beschriebenen ist aus der nebenstehenden schematischen Figur 40 ersichtlich. Im einzelnen bestehen freilich bei verschiedenen Säugetieren mancherlei Abweichungen.

Bei den Säugetieren mit großem Dottersacke (Huftiere, Raubtiere usw.) bildet sich wie bei den Reptilien ein Faltenamnion. Bei anderen Typen dagegen (Igel, Mäusen und Fledermäusen) entsteht das Amnion nicht durch Faltenbildung, sondern als Schizamnion ($\sigma\chi\acute{\iota}\zeta\omega$ = spalten) durch Spaltung aus der Embryocyste (Fig. 141) oder aus dem dorsal vom Embryo gelegenen Ektoblastpfropf (Fig. 142). Die Spaltbildung führt gleichzeitig zur Bildung des ektoblastischen Amnionblattes, der Neuralrinne und der Epidermis. Es kann ferner der Embryonalschild wechselnd tief in das Innere der Keimblase von oben her eingedrückt werden (Fig. 142). Er bildet dann den Boden eines vom animalen Pole der Fruchtblase her eingestülpten Beutelchens, dessen Wände nichts anderes sind als die Amnionfalten. Diese Art der Amnionbildung und Embryonalentwicklung bezeichnet man als Entypie. Beide Arten der Amnionbildung, die durch Faltenbildung und die durch Spaltung mit oder ohne Entypie, gehen durch Übergangsformen (Maulwurf, gewisse Primaten, darunter wahrscheinlich auch der Mensch) ineinander über. Ich halte mit der Mehrzahl der Autoren das Faltenamnion für die primäre Bildung, von der das Spalt- oder Schizamnion mit Entypie durch die Verkleinerung des Keimes infolge von Dotterverlust und durch die Einbettung des kleinen Keimes in die Uterusschleimhaut abzuleiten ist.

Weitere Abweichungen in der Bildung der Embryonalanlagen werden bei Schilderungen der einzelnen Tiergruppen berücksichtigt werden.

Trotzdem sich die Embryonen der viviparen Säugetiere aus sehr kleinen dotterarmen Keimen entwickeln, bilden sie unter der Macht der Vererbung einen freilich nur mit Flüssigkeit und nicht mit Dotter gefüllten „Dottersack", der deshalb besser als Nabelblase bezeichnet wird.

Der Embryo ist mit seinen Anhängen durch den Nabelstrang oder den Funiculus umbilicalis verbunden. Er enthält:

1. den Nabelblasenstiel, welcher als Rest des Nabelblasenganges das von den Nabelblasengefäßen umsponnene Nabelbläschen mit dem Mitteldarm verbindet (Fig. 140 u. 143) und
2. den Urachus oder Harngang, d. h. das zwischen den beiden Nabelarterien gelegene Verbindungsstück zwischen dem Scheitel des in der Bauchhöhle und des außerhalb des Körpers gelegenen Teiles der Allantois. Der Urachus ist mit Ausnahme der Fleischfresser bis zur Zeit der Geburt wohl entwickelt und durchgängig. Die neben ihm verlaufende Nabelvene führt das Blut aus der Allantois, resp.

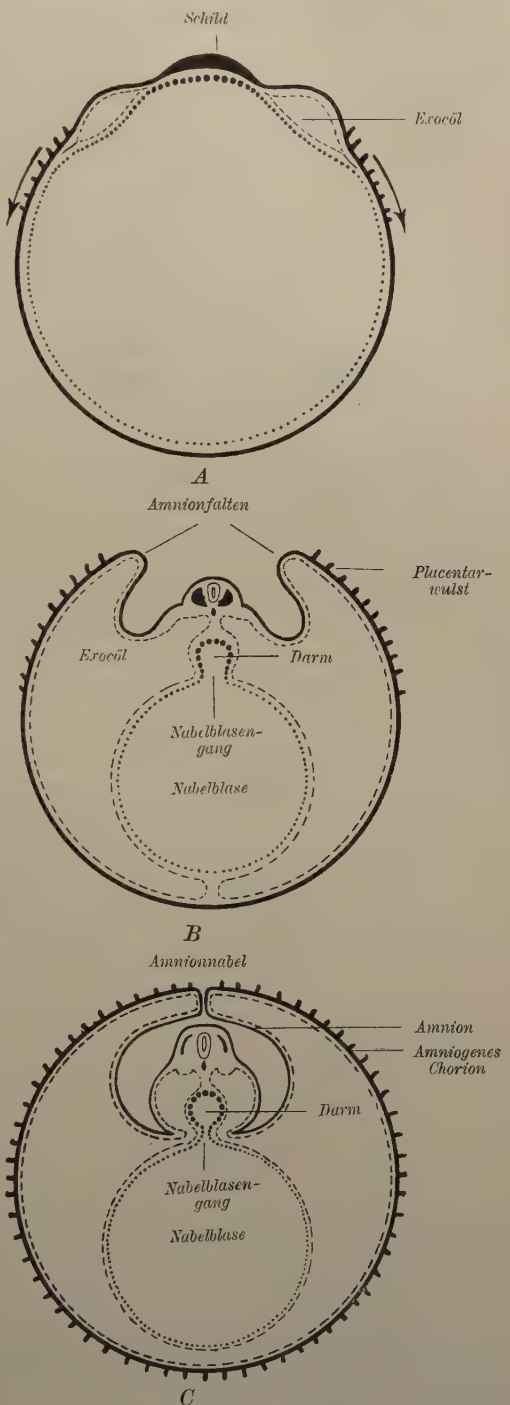



Fig. 140 *A*, *B*, *C*. Querschnittschemata der Embryonalanhänge der Säuger, mit Faltenamnion.

der Placenta fetalis in den Embryo zurück (Näheres hierüber siehe unter: Embryonaler Kreislauf).

3. Sämtliche Gebilde sind durch reichliches Gallertgewebe oder die Whartonsche Sulze zusammengehalten, und in bestimmter Ausdehnung vom Amnion umscheidet.

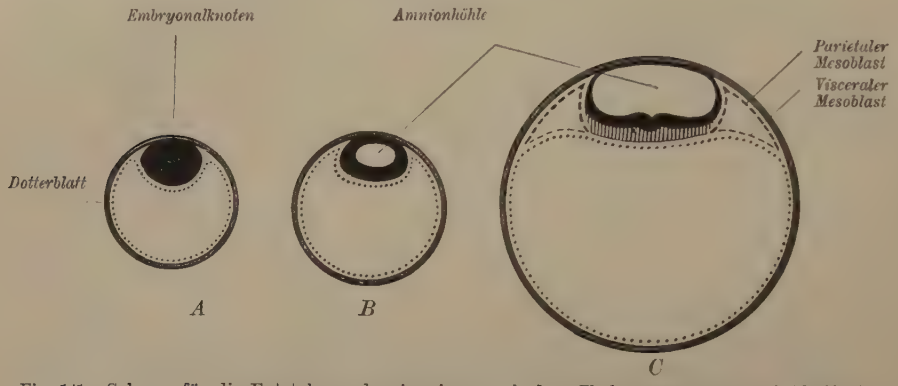



Fig. 141. Schema für die Entstehung des Amnions nach dem Fledermaustypus, nach Keibel. Ektoblast grau, Mesoblast im Schilde senkrecht gestrichelt, Dotterblatt punktiert.

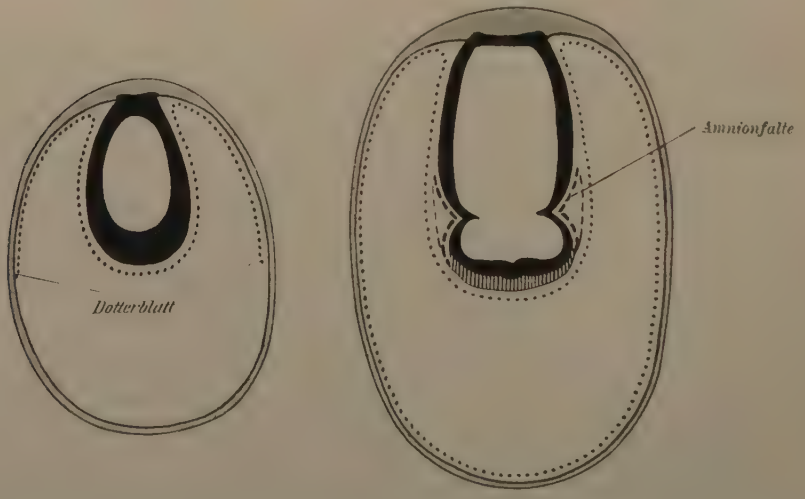



Fig. 142. Schema der Amnionbildung bei Nagetieren. Trophoblast (Ektoblast) grau, Mesoblast senkrecht schraffiert. Die Embryocyste mit dem Ektoblast„träger" in die Keimblase eingestülpt.

Die Amnionscheide des Nabelstrangs geht am Nabelring in die Haut des Embryos, am distalen Teile des Nabelstranges in das Amnion über. Sie ist entweder glatt (z. B. beim Pferde, Schweine, den Raubtieren und dem Menschen) oder trägt, wie bei den Wiederkäuern, kleine käsefarbige, gefäßlose Epithelzotten.

Kein Tier besitzt einen verhältnismäßig so langen Nabelstrang wie der Mensch und die Affen. Einen langen Nabelstrang haben Pferd und Schwein, einen sehr kurzen die Fleischfreser, einen mittellangen die Wiederkäuer.

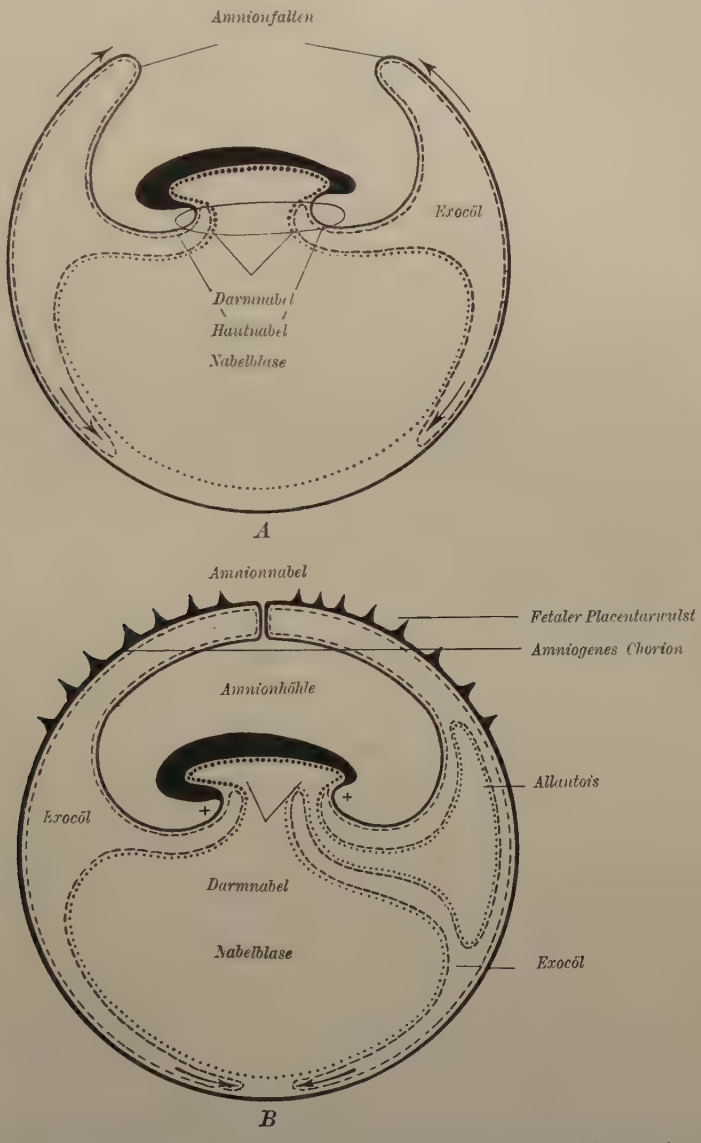



Fig. 143 *A* und *B*. Längsschnittschemata der Embryonalanhänge der Säuger mit Faltenamnion. An der durch die Kreuzchen bezeichneten Stelle schlägt sich am Hautnabel die Haut in das Amnion um.

Alles deutet darauf hin, daß die Säugetiere von eierlegenden Tieren mit sehr dotterreichen Eiern, wahrscheinlich Zwischenformen von Amphibien und Reptilien, abstammen. Die Monotremen mit ihren noch recht dotterreichen Eizellen bilden Übergangsformen zu den

übrigen Säugern, deren Eizellen, parallel der Zunahme der intrauterinen Ernährungsstoffe, ihren Dotter verloren haben. Im übrigen zeigen die Embryonalanhänge der viviparen Säugetiere vielfache und bedeutende Abänderungen. Die primären und sekundären Eihüllen werden zwar auch bei ihnen stets noch gebildet, aber schon vor dem Eintritt des Keimes in den Uterus aufgelöst. Da die tertiären Eihüllen (Schalenhaut, Schale) entweder nur unvollkommen oder gar nicht mehr angelegt werden, können nun die Embryonalanhänge in immer innigere Beziehung zur Schleimhaut des Uterus treten und so die Funktion der Ernährung und Atmung des Embryos sowie die Abfuhr der bei seinem Stoffwechsel gelieferten Zersetzungsprodukte mit der Blutbahn der Mutter vermitteln. Dies geschieht vor allem durch Ausbildung einer Placenta (siehe S. 192) und unter gleichzeitigen Veränderungen der Uterusschleimhaut bei Bergung und Reifung der Frucht. Diese Veränderungen sind als Steigerung und Fortsetzung der am Uterus ablaufenden Vorgänge bei der

**Brunst**

der Tiere aufzufassen.

Mit Eintritt der Brunst verliert das flimmernde Oberflächenepithel des Uterus seine Cilien.

Die sonst mäßig blutreiche, nur von einem dünnen Schleimbelage bedeckte Uterusschleimhaut wird sehr blutreich und durch starke Füllung der Lymphgefäße ödematös durchsaftet. Dabei kommt es zu gesteigerten, vielfach spezifisch riechenden Absonderungen, die sich bis zum Ausfluß aus den ebenfalls geschwellten äußeren Geschlechtsteilen steigern können. Gleichzeitig finden stets größere und kleinere Blutungen aus den strotzend gefüllten und erweiterten Kapillaren entweder nur in das Schleimhautgewebe selbst oder unter Trennung der Epitheldecke auch auf die Schleimhautoberfläche und in die Uterushöhle und aus den äußeren Genitalien statt (Brunstblutung).

Die Schleimhaut selbst enthält namentlich in ihrem oberflächlichen Gebiete Massen von Leukocyten, welche durch das Oberflächen- und Drüsenepithel in das Cavum uteri und in die Drüsenlichtungen einwandern und da fettig zerfallen.

Die Uterusdrüsen verlängern sich, schlängeln sich stärker und erweitern sich unter Bildung von mehr oder minder auffälligen Ausbuchtungen. Ihr Grund bleibt eng und behält seinen Belag von Flimmerzellen.

Bei ausbleibender Befruchtung bilden sich diese Brunstveränderungen nach kürzerem oder längerem Bestehen zurück. Im Falle einer fruchtbaren Begattung aber bleiben sie bestehen. Die Uterusschleimhaut wird durch die die Brunst be-

gleitenden Veränderungen zur Aufnahme und Ernährung des Keimes vorbereitet.

Die bei dem geschlechtsreifen menschlichen Weibe in etwa 28tägigem Turnus sich wiederholende „Regel", „Periode" oder „Menstruation" muß bezüglich der sie einleitenden anatomischen Veränderungen in der Uterusschleimhaut und der Bedeutung für die Aufnahme und Ernährung des Keimes mit der Brunst der Tiere verglichen werden.

In bestimmter Reihenfolge eintretende Schleimhautwucherungen und -rückbildungen bilden zusammen einen Menstruationszyklus (Fig. 174).

In dem etwa 14 Tage dauernden Intervall enthält die graurötliche, etwa 2 mm dicke Schleimhaut nur leicht geschlängelte leere Uterusschläuche. In der zweiten Hälfte des Intervalls werden die Bindegewebszellen der Schleimhaut stern- und spindelförmig; zwischen ihnen finden sich dann reichliche Leukocyten und vereinzelte Lymphknötchen. Gegen das Ende des Intervalls verlieren die Uterusschläuche ihre Cilien und beginnen zu sezernieren; sie werden also zu Uterusdrüsen. In der etwa 6—7tägigen prämenstruellen Phase verdickt sich die stark durchsaftete Schleimhaut durch Vergrößerung namentlich der oberflächlich gelegenen und sich zu Vorstufen der Deciduazellen abrundenden Bindegewebszellen und bildet so zusammen mit den Drüsenmündungsstücken die kompakte Lage der Schleimhaut. Unter ihr entsteht durch die buchtig erweiterten und mit einem schleimigen Sekret erfüllten Drüsen die spongiöse Schicht. Beide Schichten erhalten sich im Falle eintretender Schwangerschaft. Gegen Ende der prämenstruellen Periode rötet sich die blutüberfüllte Schleimhaut stärker. Unter Lockerung und Zerreißung der Gefäßwände und der geschwellten Schleimhaut entstehen Blutungen in diese und auf deren Oberfläche. Es beginnt die eigentliche, durch blutigen Ausfluß aus den Genitalien charakterisierte „Menstruation". Abfließen des Drüsensekretes, Blutes und Ödems in die Uterushöhle mit oder ohne ausgiebigere Abstossung des Oberflächen- und Drüsenepithels und der kompakten Lage, Zerfall der Bindegewebszellen und Verkleinerung der entleerten Drüsen führen zu raschem Abschwellen der Schleimhaut. Im postmenstruellen, etwa 4—6 Tage dauernden Stadium regeneriert sich die abgestoßene Schleimhaut von den blinden Drüsenenden und von den tiefen Bindegewebsschichten aus. Die Bindegewebszellen werden wieder schmal und spindelförmig. Die Blutergüsse werden aufgesaugt, die Drüsen verlaufen wieder gerade, und der Gegensatz zwischen Compakta und Spongiosa verwischt sich. Auf dieses Stadium folgt dann wieder der Eintritt des Intervalls. Bei eingetretener Gravidität geht die Schleimhaut ohne die Menstruationsblutung in die Deciduabildung des schwangeren Uterus über (siehe diese).

Die mit Gewebszerfall einhergehende Menstruationsblutung wird als letztes bei Ausbleiben der Gravidität eintretendes, im Zyklus der Brunsterscheinungen der Säugetiere fehlendes Stadium, betrachtet und von der Kongestionsblutung bei der Brunst der Tiere unterschieden.

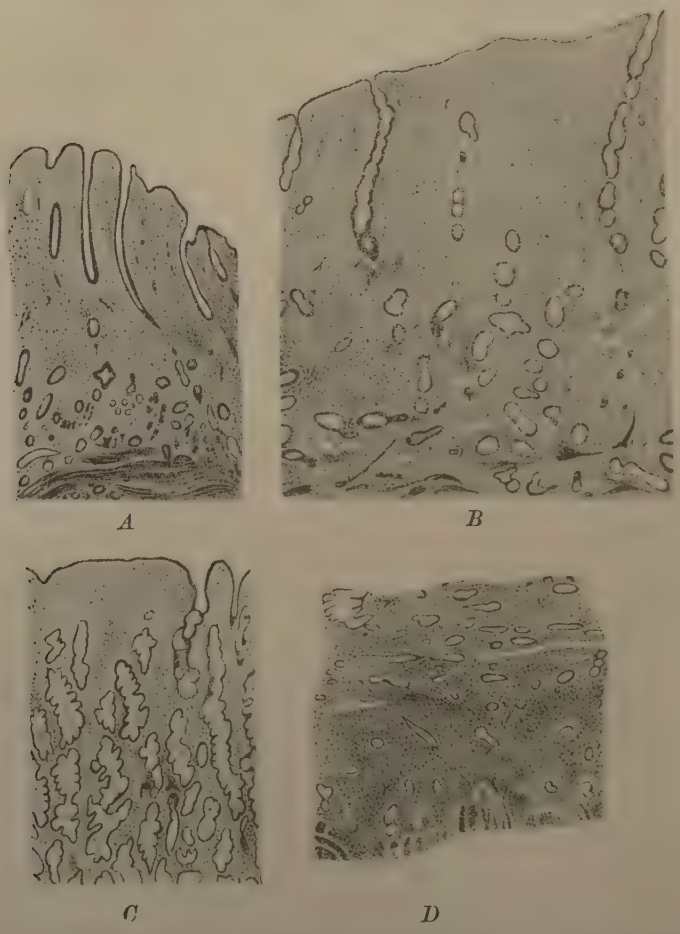



Fig. 174. Vier Schnittbilder durch die Uterusschleimhaut in verschiedenen Phasen des Menstruations-Zyklus des menschlichen Weibes. Nach Hitschmann und Adler.
*A* = postmenstrueller Typus, erster Tag nach der Menstruation; *B* = Intervall; *C* = prämenstrueller Drüsentypus; *D* = dritter Tag nach der Menstruation nach Abstoßung der obersten Schleimhautschicht. Man beachte die verschiedenen Drüsenformen.

## Placenta und Placentation.

Placenta (*πλακοῦς* = Kuchen) nannte man ursprünglich das scheiben- oder kuchenförmige Ernährungs- und Respirationsorgan des menschlichen Embryo. Allmählich wurde aber diese Bezeichnung ohne Rücksicht auf die Form des Organs in vorwiegend physiologischem Sinne angewandt.

Unter Placentation versteht man die Verbindung zwischen fetalen Anhängen (Dottersack, Chorion) mit der

Uterusschleimhaut durch Anlagerung oder Verwachsung. In dem Placentargebiete unterscheidet man die durch gefäßhaltige Zotten oder Lamellen ausgezeichnete Placenta fetalis oder den Fruchtkuchen, von der durch die veränderte Uterusschleimhaut gebildeten Placenta materna, oder dem Mutterkuchen. Die Blutbahn in der Placenta fetalis ist und bleibt eine geschlossene. In der Placenta materna kommt es dagegen zur Eröffnung der mütterlichen Placentargefäße und zu größeren oder geringeren Blutungen. Gleichwohl findet eine Mischung fetalen und mütterlichen Blutes niemals statt, da die fetale Blutsäule auch in diesem Falle noch durch die Gefäßwand und das Chorionepithel von der mütterlichen Blutmasse getrennt bleibt. Die Verbindung zwischen Embryo und Placenta fetalis vermitteln die Nabelgefäße. Auch außerhalb der Placenta gelegene gefäßhaltige Gebiete des Chorions können, wenn auch in geringerem Grade als die Placenta selbst, nutritorische respiratorische und vielleicht auch exkretorische Funktionen übernehmen (paraplacentare Nutrition, Respiration und Exkretion). Je nach der Vaskularisierung des Chorions durch die Gefäße der Nabelblase oder die der Allantois unterscheidet man ein Omphalo- oder Allantochorion.

Vorstufen einer Placentation finden sich schon bei manchen Anamniern, z. B. bei lebendig gebärenden Fischen (glatter Hai, Anableps), bei denen der Dottersack schon gefäßhaltige Fortsätze zur Respiration in die Uterusschleimhaut einsenkt, während der Dotter als Nährmaterial dient. Bei lebendig gebärenden Eidechsen sind schon echte Placenten entwickelt (Gongylus ocellatus, Seps chalcides), sofern die Chorionzotten an zwei einander gegenüber liegenden Stellen einerseits vom Dottersack, andererseits von der Allantois her vaskularisiert mit der mütterlichen Schleimhaut verbunden eine Dottersack- oder Omphaloplacenta (*ὀμφαλός* = Nabel) neben einer Allantoplacenta bilden. Dottersack- und Allantoplacenta sind meist begrenzte Bezirke des Chorions. Nur ausnahmsweise ist, wie z. B. beim Pferde, der ganze Chorionsack durch die Allantois mit Gefäßen versehen. Im wesentlichen ist die Säugerplacenta immer eine Allantoplacenta.

Je nach dem Verhalten der Fruchtblasen zur Uterusschleimhaut teilt man die viviparen Säugetiere in Placentalose oder Mammalia aplacentalia und in Placentatiere, Mammalia placentalia. Beide sind durch mannigfache Übergänge miteinander verbunden.

Die Ernährung des Embryo geschieht durch die aktive Tätigkeit des Chorionepithels, sofern dasselbe histolytisch auf die Bestandteile der Uterusschleimhaut einwirkt, dieselben verarbeitet und dem fetalen Kreislauf übermittelt. Diese zur Ernährung des Embryos dienenden mütterlichen Massen, die Embryotrophe (*τροφή* = Nahrung, Futter), bestehen aus dem serösen Transsudate und dem Sekrete des Oberflächen- und Drüsenepithels, fetthaltigen und zerfallenden Leukocyten, Fett, Glykogen und eigentümlichen Eiweißkristalloiden und wurden schon von Aristoteles ihres milchigen Aussehens halber bei Huftieren als

Uterinmilch bezeichnet. Diesen Bestandteilen können aber noch abgestoßene Epithelien, zerfallende mütterliche Gewebe und Blut beigemischt werden. Das auf die Schleimhautoberfläche und in die Schleimhautdes Uterus ergossene mütterliche Blut muß an Stelle des den lebendig gebärenden Säugern fehlenden eisenhaltigen Dotters als die Quelle betrachtet werden, aus welcher der Embryo das Eisen zur Hämoglobinbildung seiner roten Blutzellen entnimmt.

Bei manchen Formen, z. B. bei den Raubtieren, dauert die Ernährung durch Embryotrophe bis zur Geburt. In den meisten Fällen kann man dagegen eine frühere, etwa bis zur vollen Entwicklung der Choriongefäße dauernde embryotrophische und eine spätere mit vorwiegender Ernährung durch mütterliches Blut gekennzeichnete hämotrophische Periode feststellen, ohne daß jedoch beide Perioden immer scharf voneinander zu scheiden sind.

Nach dem Gesagten verhält sich der Embryo zur Mutter wie ein Parasit, d. h. erwächst und lebt von den Säften und Geweben der Mutter.

### 1. Mammalia aplacentalia.

Bei den aplacentalen Beuteltieren (Dasyurus, Perameles) trägt das Chorion statt der Zotten nur ein hohes Epithel und verklebt mit der Uterusschleimhaut, ohne Haftorgane in sie einzusenken. Dottersack und Allantois bekleiden die Innenfläche des amniogenen Chorions, ohne mit ihm zu verwachsen und es zu vaskularisieren, in wechselnder Ausdehnung. Diese recht primitive Einrichtung reicht zur Ernährung der nur zirka 8 Tage im Uterus bleibenden und ganz unreif geborenen Früchte, die dann im Beutel ausgetragen und gesäugt werden, aus.

Bei den

### 2. Placentalia

gestaltet sich das Verhältnis der Außenwand der Fruchtblase zur Uterusschleimhaut inniger und verwickelter.

Eine Placenta im weitesten physiologischen und morphologischen Sinne des Wortes bilden alle viviparen Säuger durch das vaskularisierte amniogene Chorion. Dieses vergrößert im Gegensatze zu der glatten und gefäßlosen äußeren Fruchtblasenwand der Aplacentalier seine Oberfläche durch gefäßreiche Falten- oder Zottensysteme und senkt diese in die Uterusschleimhaut ein.

Die Fruchtblasen der Placentalia liegen also nicht mehr frei in der Uterushöhle, sondern ihre Zotten oder Falten sind in die Uterusschleimhaut mehr oder minder tief eingestülpt oder sogar mit ihr verwachsen.

Vielfach besteht eine Nabelblasen- oder Omphaloplacenta längere oder kürzere Zeit neben einer Allantoplacenta mit mehr oder minder ausgesprochener Funktion.

Eine Omphaloplacenta ist bis jetzt in guter Ausbildung nur bei dem Beutelmarder (Dasyurus viverrinus) beobachtet. Die Nabelblase kann bei kleinbleibender Allantois durch Zottenbildung am vegetativen Pole der Fruchtblase und Ausbildung eines Omphalochorions mit der Uterusschleimhaut bis zur Geburt in Verbindung bleiben (manche Beuteltere). Aber diese Omphaloplacenta genügt nur ausnahmsweise für eine längere Dauer der Entwicklung. Meist bildet das Allantochorion eine Allantoplacenta, die allmählich an Stelle der nutzlos gewordenen Omphaloplacenta tritt.

Eine nur vorübergehende Omphaloplacentaranlage fand ich beim Pferde, eine ebensolche besteht auch bei Insektivoren, Nagern und Raubtieren.

Die Allantoplacenten lassen sich in Halb- und Vollplacenten unterscheiden. Die Halbplacenten (Semiplacentae) lösen sich bei der Geburt von der mütterlichen blutreichen und verdickten Schleimhaut einfach dadurch ab, daß ihre Zotten oder Falten aus den Vertiefungen der mütterlichen Schleimhaut, in denen sie wie Finger im Handschuh stecken, ausgepreßt werden. Die Uterusschleimhaut bleibt dabei heil, und es findet keine oder wenigstens keine nennenswerte Blutung aus mütterlichen Gefäßen statt.

Die Vollplacenten bestehen dagegen neben dem fetalen auch aus einem mütterlichen Teile, nämlich aus veränderter Uterinschleimhaut, die während oder sehr bald nach der Geburt sich von den tieferen Schleimhautschichten trennt und im Zusammenhang mit der Placenta fetalis ausgestoßen wird. Dabei kommt es natürlich durch Eröffnung mütterlicher Blutgefäße zu größeren oder kleineren Blutungen und zur Bildung einer Wundfläche.

Man nennt den abgestoßenen Schleimhautteil im Gegensatz zu dem zurückbleibenden von alters her „hinfällige" Haut oder Decidua. Tiere mit Deciduabildung heißen Deciduaten (z. B. Raubtiere, Insektenfresser, Fledermäuse, Affen, Mensch) im Gegensatze zu solchen ohne Deciduabildung, den Adeciduaten (Huftiere, Wale, Nilpferde, Halbaffen usw.). Zwischen Adeciduaten und Deciduaten bestehen aber manche Übergänge.

Nach der Anordnung der Chorionfalten oder Zotten unterscheidet man verschiedene Placentarformen.

Sind die Falten oder Zotten gleichmäßig über die Chorionoberfläche verteilt, wie z. B. beim Schweine (Fig. 159) oder dem Pferde, so spricht man von einer Placenta diffusa. Durch Bildung bestimmter Zottengruppen entsteht die für die meisten Wiederkäuer charakteristische Placenta multiplex oder cotyldonaria (*κοτυληδών* = Saugwarze [Fig. 162]). Durch gürtelförmig um den länglichen Chorionsack an-

geordnete Falten ist die Placenta zonaria oder Gürtelplacenta der Raubtiere, mit Ausnahme der Marderarten (Fig. 174), durch auf einem scheibenförmigen Gebiete entwickelte Zottenbüschel, die Scheibenplacenta, oder Placenta discoidea der Primaten und andere Säuger, ausgezeichnet (Fig. 193 und 194).

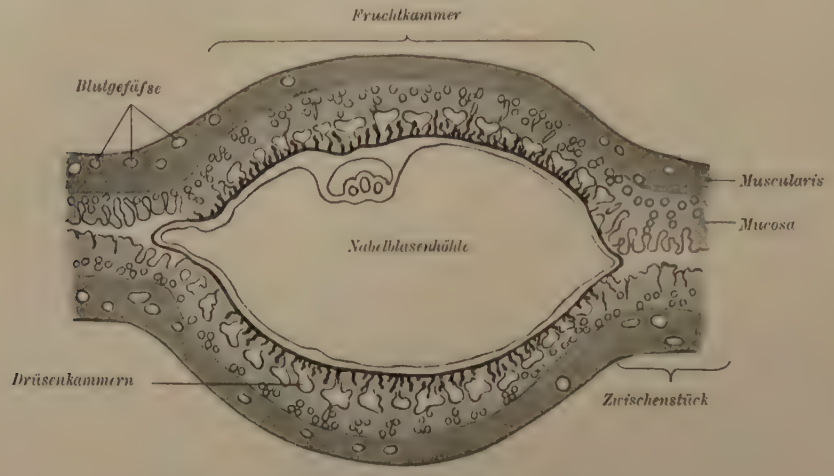



Fig. 145. Schema der zentralen Entwicklung (Hund).

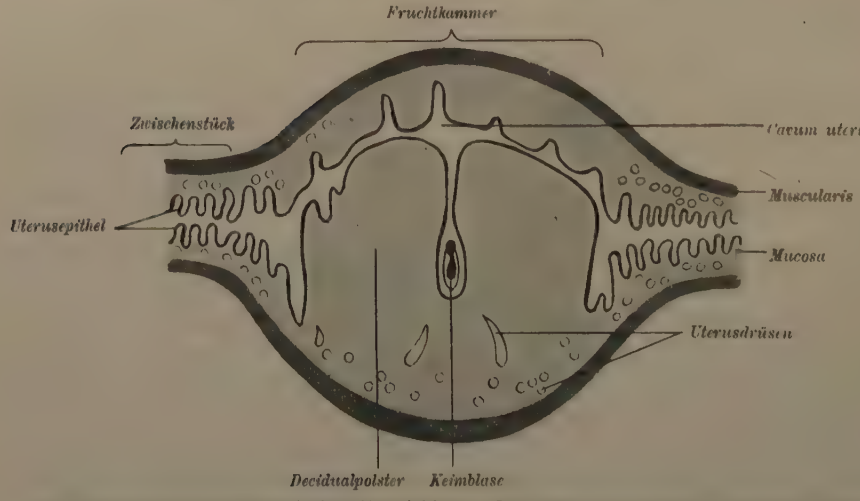



Fig. 146. Schema der exzentrischen Entwicklung. Längsschnitt durch den Uterus der Maus.

### 3. Zentrale, exzentrische und interstitielle Entwicklung.

Mit Rücksicht auf die Lage des Keimes im Cavum uteri oder auf seine Implantation oder Einbettung in die Uterusschleimhaut unterscheide ich eine zentrale, exzentrische und interstitielle Entwicklung.

Liegen die Fruchtblasen bis zur Geburt in dem Cavum uteri selbst, so entwickeln sie sich zentral (Fig. 145).

Gerät der Keim entweder, wie man z. B. vom Igel weiß, in eine zwischen zwei gewucherten Schleimhautfalten befindliche Ausbuchtung der Uterushöhle, in eine Furche, deren Eingang sich durch ein Blutcoagulum schließt, oder, wie bei der Maus, in ein flaschenartiges Divertikel, dessen Eingang verwächst und sich von der Uterushöhle trennt, so liegt ein Fall von exzentrischer Implantation und Entwicklung vor (Fig. 146).

Die interstitielle Implantation ist bis jetzt nur beim Meerschweinchen und bei der Zieselmaus beobachtet worden, deren noch

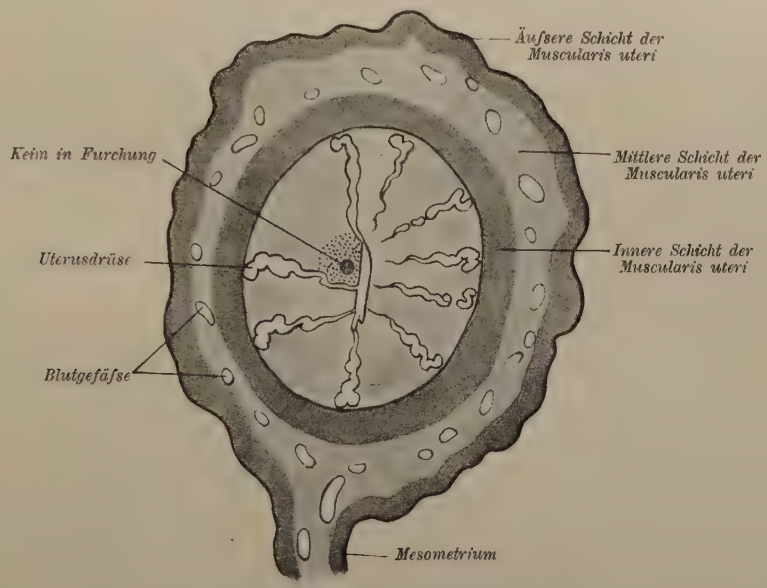



**Fig. 147. Schema der interstitiellen Entwicklung.**
**Querschnitt durch den Uterus eines Meerschweinchens. Die punktierte Zone um den Kreis bezeichnet mütterliches Symplasma und Granulationsgewebe.**

in Furchung begriffene Keime sich unter Zerstörung des Uterusepithels in die Uterusschleimhaut einfressen und sich in ihr im Bindegewebe zwischen den Drüsen und Gefäßen liegend, außerhalb des Cavum uteri, also interstitiell, entwickeln (Fig. 148 und 147). Bei der exzentrischen und interstitiellen Implantation wird also die Fruchtblase durch eine Decidualkapsel von der Uterushöhle getrennt.

Die Muscularis des sich beträchtlich erweiternden Uterus verdickt sich bei Beginn der Gravidität bei allen Tieren unter Neubildung und Vergrößerung ihrer glatten Muskelzellen. Später dagegen bleibt ihre Dicke hinter der des nicht graviden Uterus zurück.

Vorbedingung für eine richtige Analyse der in den Placenten auftretenden, schwierig zu deutenden histologischen Befunde ist eine

möglichst scharfe Unterscheidung ihrer mütterlichen und fetalen Elemente, sowie eine präzise Nomenklatur vor allem der namentlich in der menschlichen Placenta sehr entwickelten Syncytien und Plasmodien.

Syncytien sind kernhaltige, durch Verschmelzung ursprünglich getrennter Zellen entstandene, sich lebhaft färbende Plasmamassen. Plasmodien dagegen entstehen durch wiederholte Kernteilung ohne gleichzeitige Zellteilung.

Stets sind Syncytien und Plasmodien lebensfähige und aktive Bildungen, begabt mit besonders regem Stoffwechsel, mitunter auch mit histolytischen oder phagocytären Eigenschaften. Sie können nachträglich wieder in getrennte Zellterritorien zerfallen.

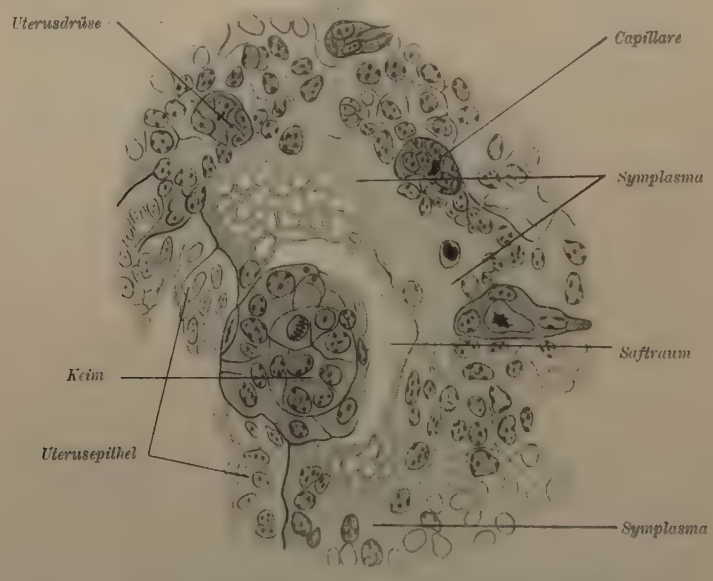



Fig. 148. Implantation des Meerschweinchenkeimes in die Uterusschleimhaut, 6 Tage u. 12 Stunden nach dem Belegen. Nach Graf Spee. Starke Vergrößerung.

Da nicht nur fetale, sondern auch mütterliche Gewebe Syncytien oder Plasmodien bilden können, so muß man beide unterscheiden und durch ein Beiwort näher bezeichnen (z. B. Syncytium fetale epitheliale; Syncyt. maternum glandulare usw.).

Etwas ganz anderes sind die kernhaltigen Massen mütterlicher Gewebe, die durch nachträgliche Verwischung ursprünglich scharfer Zellgrenzen, Verklumpung und stärkere Tinktion auffallen, und die unverkennbaren Spuren beginnender Degeneration erkennen lassen. Ich habe sie als Symplasma (coniunctivum, epitheliale usw.) bezeichnet.

Da es nicht ausgeschlossen ist, daß auch embryonale Gewebe nach beendeter Funktion ganz oder teilweise durch Degeneration zu

einem Symplasma werden und zugrunde gehen können, so muß man sie als Symplasma fetale von dem Symplasma maternum unterscheiden.

Einige ausgewählte Beispiele mögen einen ungefähren Begriff von der Mannigfaltigkeit in der Form und Ausbildung der Embryonalanhänge und der Placenta der Säugetiere geben und das Verständnis der beim Menschen beobachteten Verhältnisse anbahnen.

## Von den Embryonalanhängen im besonderen.

### 1. Adeciduaten.

#### Perissodaktylen oder Einhufer.

Pferd. Placenta diffusa.

Tragezeit: Die Stute trägt im Mittel 12 Mondmonate zu 28 Tagen. Zahl der Jungen: eins, selten zwei; in letzterem Falle werden diese meist nicht ausgetragen.

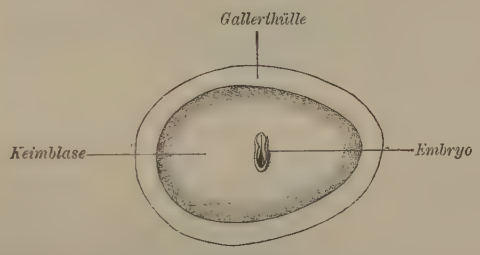



Fig. 149. Pferdekeimblase vom 21. Tage nach der Begattung im optischen Durchschnitt, nach P. Martin. Natürliche Größe.

Über die ersten Entwicklungsvorgänge des Pferdekeimes, der in seiner Entwicklung eine Menge an niedere Säugetiertypen erinnernde Verhältnisse zeigt, ist ebenso wenig bekannt, wie über die Zeit, welche die Eizelle nach ihrem Austritte aus dem Ovarium zur Furchung und zum Durchtritt durch den Eileiter braucht. Man schätzt letztere gewöhnlich auf 8—10 Tage.

Die im Uterus angekommene Keimblase bleibt noch verhältnismäßig lange Zeit und bis zu bedeutender Größe kugelförmig. Die jüngsten bekannten Keimblasen vom 21. Tage schwanken zwischen 1,3—3,5 cm Länge, besitzen ovale Form und liegen, mit Flüssigkeit erfüllt, mäßig gefaltet und frei im Uterus. Eine etwa 4 mm dicke, aus mehrfachen geschichteten Lamellen und netzförmig dazwischen angeordneten Fäden (Gerinnseln?) bestehende Gallerthülle, die wahrscheinlich vom Eileiter abgeschieden wird, und von welcher das gequollene Oolemma nicht mehr zu unterscheiden ist, umhüllt die Keimblase. Diese besteht durchweg aus Ektoblast und Dotterblatt. Der um diese Zeit schuhsohlenförmige Embryo steht quer zur Längsachse der Keimblase. Er läßt vier Ur-

segmente erkenneu und sein Mesoblast endet noch in nächster Umgebung des Embryo. Die Amnionbildung zeigt die allerersten Anfänge. Herz und Gefäße fehlen noch vollständig.

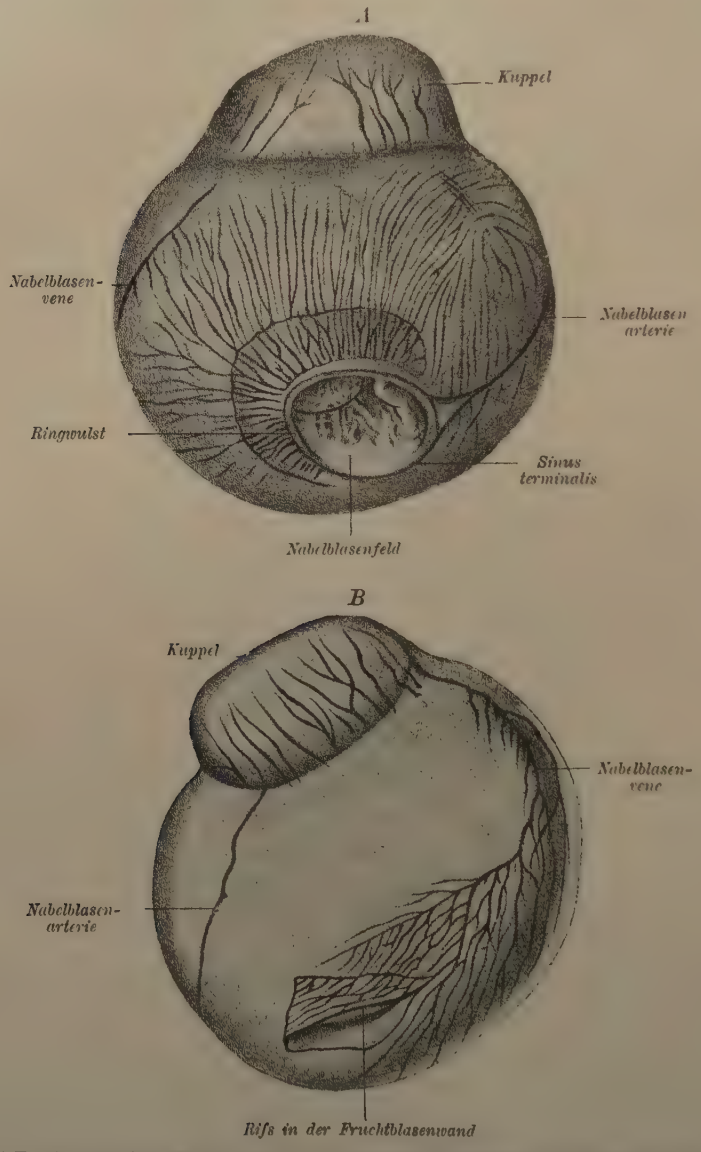



Fig. 150. *A* Fruchtblase des Pferdes von 4,2 cm längstem Durchmesser, 28 Tage nach der Begattung; etwas vergrößert. *B* Dieselbe Fruchtblase von der anderen Seite.

Das Exocöl bildet sich sehr langsam aus und spaltet das amniogene Chorion bis über den Äquator des Eies ab. Die große, sehr gefäßreiche, am 28. Tage nur mehr von einer Arterie und Vene ver-

sorgte Nabelblase bleibt zunächst ebenfalls kugelig und unterhalb des Äquators durch ungespaltenen Mesoblast mit dem Dotterblatt verbunden. Diese Stelle funktioniert vorübergehend als Nabelblasen- oder Dottersackplacenta. Aber diese schrumpft bald unter Rückbildung ihrer Gefäße und bildet dann das am vegetativen Pole gelegene, stark verdickte, aus schwieligem Narbengewebe bestehende und gerunzelte Nabelblasenfeld. Ein ringförmiger Wulst, der Ringwulst mit dem Sinus terminalis, umrahmt dasselbe (Fig. 150*A* und 151).

Die über dem Äquator gelegene Eihälfte entwickelt sich allein weiter, indem die zwischen dem 24. und 26. Tage auftretende blasen-

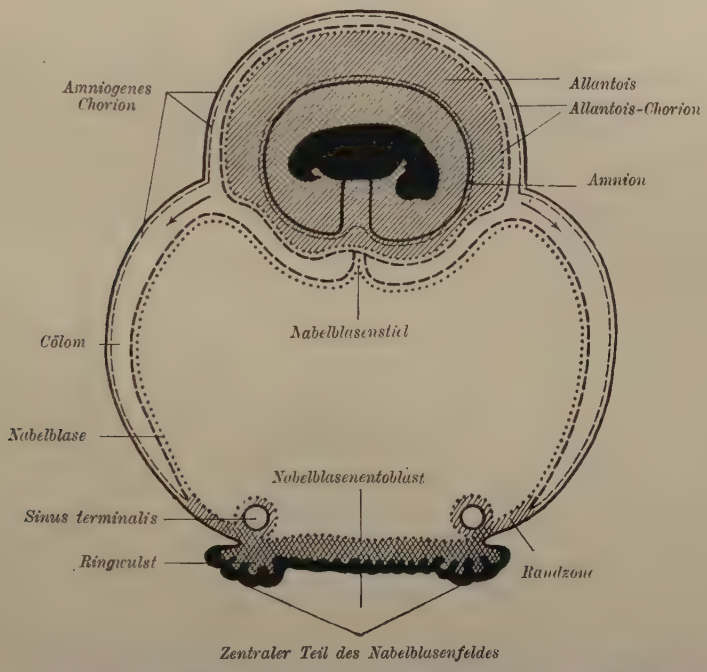



Fig. 151. Schematische Darstellung der Embryonalanhänge in der Fig. 150 abgebildeten Fruchtblase des Pferdes von 28 Tagen. Senkrechter Schnitt durch die Fruchtblase. Der Embryo ist schwarz. — Ektoblast, . . . . Dotterblatt, - - - - Parietaler Mesoblast, — — — —, Visceraler Mesoblast.

förmige Allantois sich über die rechte Seite des nun vom Amnion umschlossenen und mit seiner linken Seite der Nabelblase aufliegenden Embryos hinüberschlägt und pilzhutförmig zwischen amniogenem Chorion und Nabelblase in der Richtung der Pfeile in Figur 151 bis zum Rande des Nabelblasenfeldes emporwachsend das amniogene Chorion in Gestalt einer Kuppel über dem Embryo vorwölbt. Sie bildet dann mit dem amniogenen Chorion verwachsend das Allantochorion. Am Nabelblasenfeld reicht das Exocöl nur bis in die Nähe der ringförmigen Endausbreitung der Nabelblasenarterie oder des Sinus terminalis, der noch von einer mehrere Millimeter breiten Zone

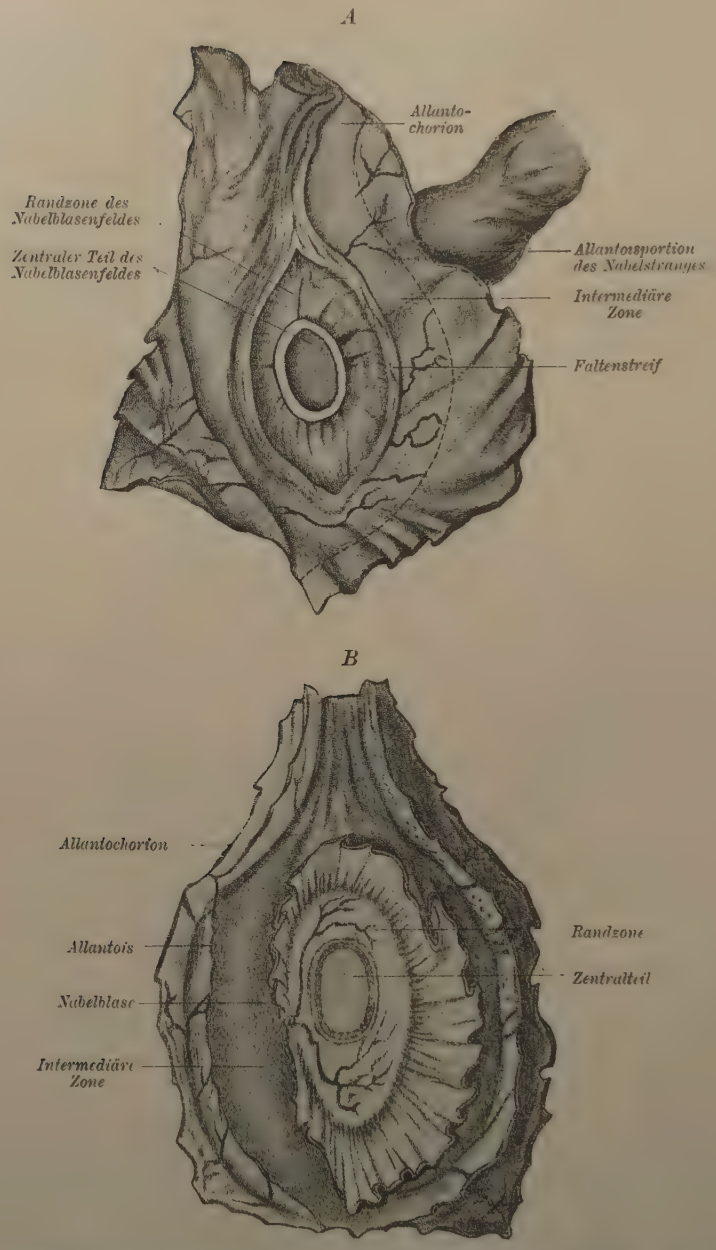



Fig. 152. Gegenpol und Nabelblasenfeld von einer etwa sieben Wochen alten Pferdefruchtblase. Etwa um 1/4 vergrößert. *A* von außen. Die von der Allantois umscheidete Portion des Nabelstranges enthält die große birnförmige Nabelblase. Die punktierte Linie rechts bezeichnet die Umschlagstelle der Allantois auf das amniogene Chorion peripher von der intermediären Zone. *B* von der Innenfläche her. Die Allantois schlägt sich peripher von der intermediären Zone auf die Innenfläche des amniogenen Chorions um und bildet mit ihm das Allantochorion. Die Nabelblase ist quer durchschnitten. Ihr mit dem Chorion verwachsener Grund bildet das Nabelblasenfeld, an welchem man den zentralen Teil und die Randzone unterscheiden kann. Zwischen der Nabelblase und der Allantois besteht die gefäßfreie, nur aus amniogenem Chorion bestehende intermediäre Zone.

von ungespaltenem Mesoblast, der Randzone (Fig. 151 u. 152), umrahmt bleibt. Das narbige Nabelblasenfeld ist innen vom Dotterblatt, außen von polsterartig verdicktem Ektoblast überzogen. Zwischen beiden liegt ungespaltener, noch Gefäßreste enthaltender, narbig verdickter Mesoblast.

Der Fläche nach hat man am Nabelblasenfeld zu unterscheiden:

1. den innerhalb des Sinus terminalis und des Ringwulstes gelegenen narbigen zentralen Teil,
2. die in seiner Peripherie von der Nabelblasenwand und dem amniogenen Chorion gebildete Randzone (Fig. 152) und
3. die zwischen Nabelblasenwand und Allantochorion gelegene intermediäre Zone.

Erst in der sechsten und siebenten Woche wird die 12—14 cm im Durchmesser haltende kugelförmige Fruchtblase zu einem zweihörnigen Sack. Die Fruchtblase löst sich auch jetzt noch nach Eröffnung des Uterus leicht durch ihre eigene Schwere von der Uterusschleimhaut ab. Die Allantois ist nun über das Amnion und die Innenfläche des amniogenen Chorions bis zum Gegenpol heruntergewachsen, schlägt sich peripher von dem Nabelblasenfeld auf die Innenfläche des amniogenen Chorions um und verwächst mit ihm (Fig. 155).

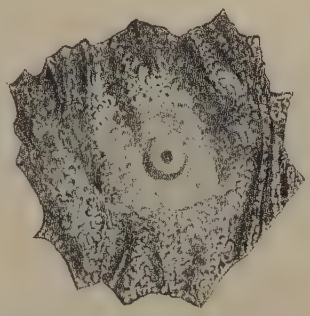


Fig. 153. Flächenansicht des Gegenpols einer etwa fünf Monate alten Pferdefruchtblase von der äußeren Fläche des Chorions her gesehen. Die Abbildung zeigt den narbigen Rest des Nabelblasenfeldes. Natürliche Größe.

Durch diese Anordnung und durch die fortschreitende Rückbildung der bald birnenförmig, später spindelförmig werdenden und in zahlreiche Längsfalten gelegten Nabelblase lassen sich am Nabelstrang des Pferdes zwei Portionen unterscheiden, nämlich eine mit dem Nabelstrang unserer übrigen Typen gleichwertige Amnionportion und eine peripher davon gelegene, von der Allantois umscheidete, nur die Nabelblase enthaltende Allantoisportion (siehe Fig. 155). Indem lockeren Allantoisüberzug der Nabelblase verlaufen die stark schraubenförmig gewundenen beiden Nabelarterien und -venen. Der Nabelblasenstiel obliteriert bald; der Urachus bleibt noch offen. In die gelbbräunliche birnförmige Nabelblase springen gefäßhaltige, kulissenförmige Längsfalten vor (Fig. 152 *B*). Sie enthält eine eiweißreiche Flüssigkeit und feine nadelförmige Kristalle.

Später schrumpft die Nabelblase zu einem spindelförmigen fibrösen Strang ein, der noch bei der Geburt mit einer kleinen narbigen Einziehung (Fig. 153), dem Reste des Nabelblasenfeldes, zusammenhängt.

Das Allantochorion wächst dagegen zu einem großen, über 1 m langen und 40 und mehr Zentimeter weiten Sacke aus, welcher die Uterushöhle bis in die Hornspitzen ausfüllt und in ihr nur durch ausgiebige Faltenbildung Platz findet.

Erst von der neunten bis zehnten Woche an entstehen auf den Faltenkämmen des anfänglich zottenlosen Allantochorion zarte gefäßhaltige Zotten, die rasch an Größe zunehmen, sich verästeln und ziemlich kompakte, sehr dicht stehende Zottenbüschel oder Kotyledonen bilden. Diese senken sich dann in die während der Trächtig-

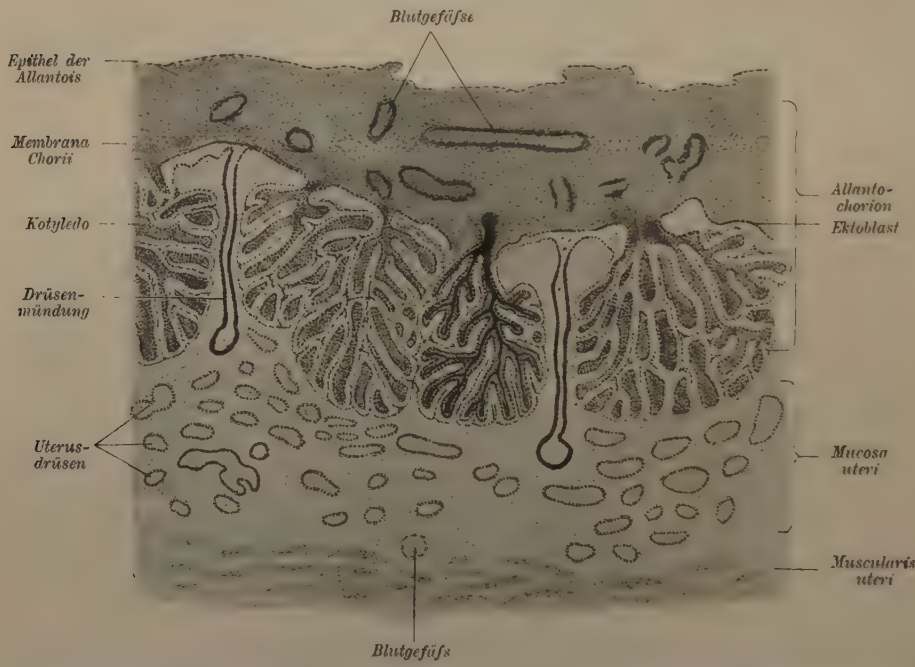



Fig. 154. Schnitt durch das Allantochorion und durch die Mucosa uteri einer Pferdefruchtblase von 9½ Monaten. Vergr. etwa 45:1.

keit sich erweiternden und komplizierten Nischen der Uterusschleimhaut oder die „Krypten" ein. Auf den einzelnen, die Krypten trennenden Faltenkämmen münden die Uterusdrüsen, welche wie die Schleimhautoberfläche Embryotrophe abscheiden (Fig. 154).

Die Allantoisflüssigkeit enthält fast ausnahmslos eine wechselnde Anzahl platter, rundlicher oder ovaler, bräunlicher oder olivengrüner, wechselnd großer, in maximo 12—15 cm langer Körper, die man mitunter, namentlich die kleineren, noch durch wechselnd dicke Stiele mit der Allantoiswand festhängen findet (Fig. 155). Es sind das die schon von Aristoteles als Hippomanes (ἱππομανής = rossig, geil) bezeichneten und im Altertum als Aphrodisiacum mit Gold aufgewogenen Gebilde. Sie gehen aus Einstülpungen der Allantois oder des Allantochorions infolge von übermäßigem Wachstum hervor, schnüren sich schließlich ab und liegen dann frei

in der Allantoisflüssigkeit. Diese übrigens auch bei anderen Huftieren vorkommenden Abschnürungen bestehen aus strukturloser Grundsubstanz und abgestorbenen Zellenmassen, haben geschichteten Bau und sind mitunter von kugeligen Hohlräumen durchsetzt. Sie enthalten Kristalle von Tripelphosphat, Oxal- und Harnsäure.

Das Amnion des Pferdes ist weit. Seine Epithelschicht zeigt vielfache rundliche, käsefarbige Epithelwucherungen (Amnionzotten). Die Amnioscheide des Nabelstranges ist relativ lang, ihre Insertion am Nabelring setzt sich scharf gegen die Haut ab.

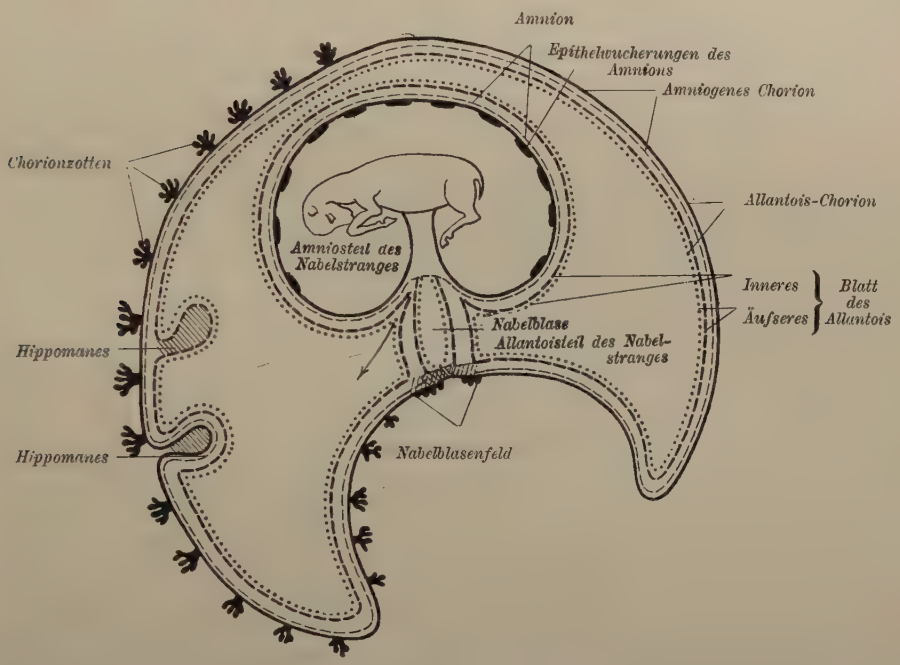



Fig. 155. Schema der Embryonalanhänge des Pferdes. Längsschnitt durch eine etwa fünf Monate alte Fruchtblase. Auf etwa 1/6 verkleinert.

Durch den Besitz einer Gallerthülle und deren verhältnismäßig langes Bestehen, durch die lang erhaltene Kugelform, durch die unvollständige Abtrennung der großen, dem Dottersack der Meroblastier ähnlichen Nabelblase, durch die späte Entwicklung der Allantois und des Zottenchorions und die vorwiegend aus Drüsensekret bestehende Embryotrophe zeigt die Fruchtblase des Pferdes sehr primitive, an die niedersten Säugertypen erinnernde Verhältnisse.

Entwickeln sich zwei Fruchthlasen im Uterus, so stülpt sich, wenn dieselben zu einem zweizipfeligen Sacke auszuwachsen beginnen, ein Teil des Chorion des einen in das Chorion des anderen ein. Weder der eingestülpte noch der einstülpende Teil treibt aber Zotten, beide bleiben vielmehr glatt und lange Zeit, vielleicht bis zur Geburt, leicht voneinander lösbar. Gefäßanastomosen zwischen beiden Chorien bilden sich nicht aus. Jedes Chorion besitzt seinen eigenen Kreislauf.

## Artiodaktylen oder Paarhufer.

1. Wiederkäuer (Rind, Schaf, Ziege). Placenta multiplex.

Die Zahl der Jungen beträgt beim Rinde und Schafe ein bis zwei, selten mehr, bei der Ziege zwei bis drei, selten mehr.

Die Kuh trägt zehn Mondmonate und kalbt in der 41. Woche, das Schaf trägt fünf Monate, die Ziege meist einige Tage länger, die Hirschkuh 9 Monate.

Bei dem Reh erleidet die auf die Befruchtung im Juli oder August folgende Furchung sehr bald eine Unterbrechung bis etwa in den Oktober. Die Geburt folgt nach 9 Monaten im Mai.

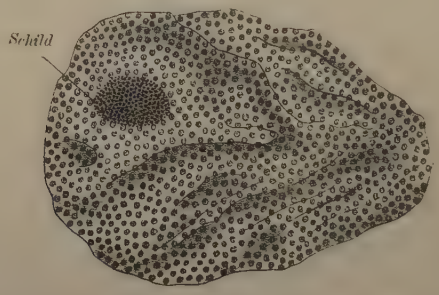



Fig. 156. Keimblase mit Embryonalschild vom Schafe. 13 Tage nach der Begattung. Vergr. 34 : 1.

### 2. Schwein. Placenta areolata.

Das Schwein trägt vier Monate und wirft 8—14 Junge, mitunter auch mehr.

Die erten Entwicklungsstadien der Wiederkäuer- und Schweinefruchtblasen zeigen so große Übereinstimmung, daß beide zusammen abgehandelt werden können.

Der abgefurchte Keim des Schafes und Schweines muß etwa am achten bis zehnten Tage nach der Begattung in dem Uterus ankommen. Ich fand beim Schafe und Schweine am 12.—13. Tage Keimblasen von etwa 2 mm oder schon solche in Schlauchform.

In dieser Zeit wächst nämlich die Fruchtblase mit rapider Schnelligkeit zu einem langen spindelförmigen, aus Ektoblast und Entoblast bestehenden, 2—5 mm weiten Hohlschlauch aus, der beim Schafe 50—60 cm, beim Schweinsembryo von 17 Tagen sogar bis zu 1,40 m und darüber lang ist!

Nach meinen Berechnungen wächst die Keimblase des Schafes mehr als 1 cm in der Stunde, die des Schweines noch viel mehr,

und man müßte sie mit bloßem Auge wachsen sehen können. Da diese beträchtliche Länge die Ausdehnung der Uterushöhle weit überschreitet, liegen die Keim- und Fruchtblasen der Wiederkäuer in vielfachen quergestellten Fältchen, die des Schweines dagegen zickzackförmig geknickt und nach Art einer Ziehharmonika trotz ihrer erstaunlichen Länge auf den kleinen Raum von wenigen Zentimetern zusammengeschoben.

Später nimmt die Länge mit zunehmender Blähung der Fruchtblase wieder beträchtlich ab und bleibt gegen das Ende der Trächtigkeit bedeutend hinter dem oben angeführten Längsmaße früherer Stadien zurück.

Während des Auswachsens sondert sich der Embryonalschild von dem Fruchtschlauche. Das Amnion schließt sich früh (beim Schafe zwischen dem 15. und 16. Tage), und nach völliger Abspaltung des amniogenen Chorions durch das Cölom muß die Nabelblase entsprechend der Form der Keimblase ebenfalls einen sehr langen zweizipfeligen Schlauch bilden. Auf der Nabelblase entwickelt sich bald ein Netz von Blutgefäßen, ohne daß es jedoch zur Bildung eines Sinus terminalis kommt. Arterien und Venen stehen vielmehr nur durch Kapillarnetze in Verbindung. Die Nabelblase bildet sich nach kurzem Bestehen zu einem am 22. Tage noch bis in die Eienden reichenden dünnen Faden zurück, der aber bei Schaf und Schwein vor der Geburt meist vollständig schwindet.

Die Epithelschicht des Amnion zeigt beim Schafe in fortgeschrittenen Entwicklungsstadien vielfache verdickte Epithelinseln (Amnionzotten).

Die Allantois (siehe Fig. 158) ist etwa um den 16. bis 17. Tag als wohl abgegliederte, mondsichelförmige, quer zur Längsachsedes Embryo gestellte, gefäßhaltige Blase deutlich, die rasch mit ihren Enden die Innenfläche des amniogenen Chorions erreicht und sich dann mit ihrer Längsachse parallel zu demselben stellt. Sie nimmt die schwindende Nabelblase in einer Längsfurche auf und wächst bis in die Eienden, die sie etwa am 23.—24. Tage (beim Schafe) erreicht.

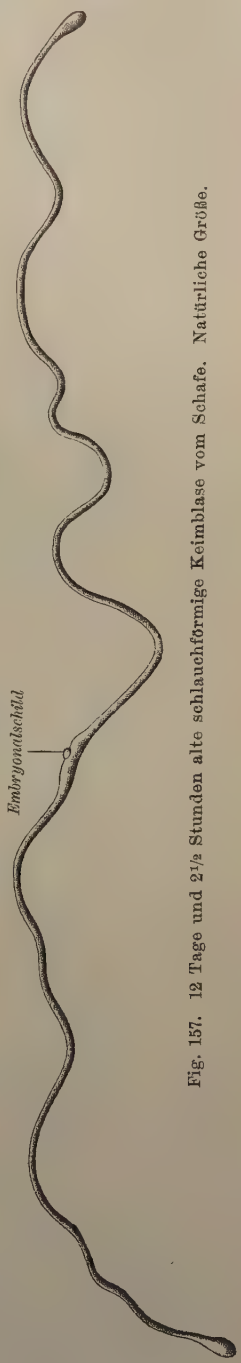



Fig. 157. 12 Tage und 2½ Stunden alte schlauchförmige Keimblase vom Schafe. Natürliche Größe.

Die Verwachsung der Allantoisoberfläche mit dem amniogenen Chorion und die Bildung des Allantochorions tritt gewöhnlich am 30. Tage ein (Schaf).

Von diesem Zeitpunkte ab müssen wir die Fruchtschläuche des Schafes und Schweines gesondert betrachten.

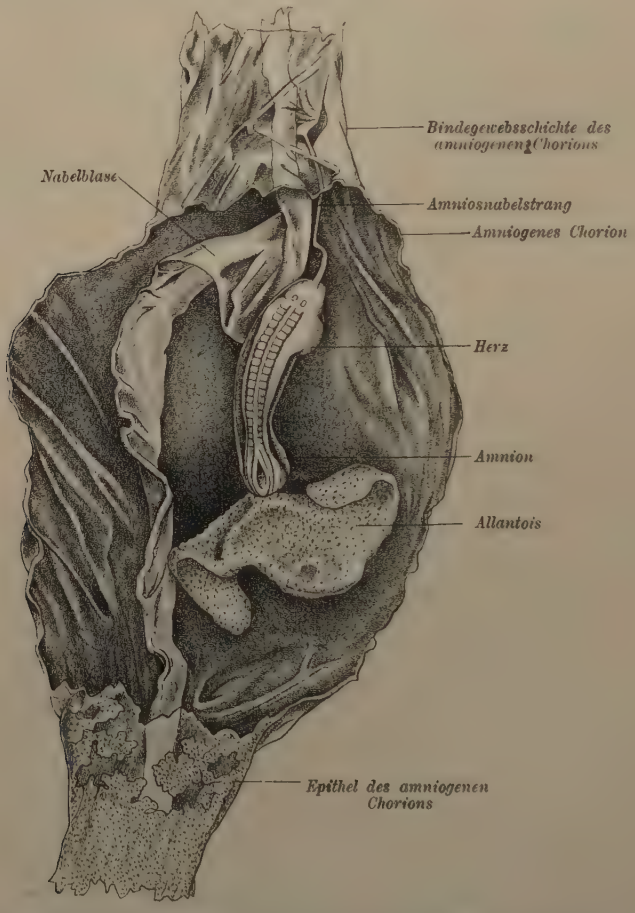



Fig. 158. Fruchtschlauch des Schafes von 17 Tagen und 22 Stunden. Vergr. 5:1. Das amniogene Chorion ist eröffnet, seine ektoblastische Epithelschicht (der Trophoblast) ist in der vor dem Embryo gelegenen Region (in der Figur nach oben) abgefallen, und die aus parietalem Mesoblast bestehende Grundlage des amniogenen Chorions liegt frei. Das den Embryo umhüllende Amnion hängt durch einen langen Amnionnabelstrang noch mit dem amniogenen Chorion zusammen. Die Allantois liegt quer, die spindelförmige Nabelblase dagegen parallel zur Längsachse des Fruchtschlauchs.

Auf der Außenfläche des Allantochorions vom Schweine entstehen gefäßreiche, meist transversal verlaufende Wülste, auf denen sich dann kurze, einfache oder geteilte, ebenfalls gefäßhaltige Zotten entwickeln. Die Zottenbildung bleibt also eine sehr primitive. Die Allantoiszipfel bleiben zottenlos (Fig. 159).

So kommt es auf dem Allantochorion zur Bildung von gefäßreichen Zottenwülsten, die, durch weniger gefäßreiche Furchen voneinander getrennt, sich in die von reichlichen Gefäßen umsponnenen Nischen der Uterusschleimhaut einsenken. Zwischen den Chorionwulsten und der von einschichtigem Epithel bedeckten Uterusschleimhaut liegt eine dünne Schicht von Uterinmilch. Am Chorion bemerkt man nach dem ersten Monat zahlreiche hellere, knotig verdickte, unter einer kleinen Einsenkung gelegene gefäßlose runde Stellen von etwa 2—4 mm Größe: die Areolae oder Chorionfelder (Fig. 159 und 160).

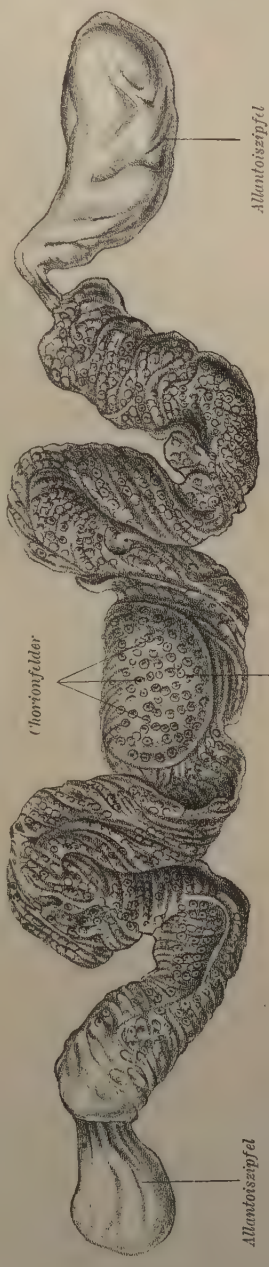



Fig. 159. Fruchtblase des Schweines von 48 cm Länge auf etwa die Hälfte der natürlichen Größe verkleinert.

Sie bestehen aus einer Anhäufung von leukocytenhaltigem Gallertgewebe und sind später von radiär um sie angeordneten Zottenwülsten umgeben. Die Gefäße dieser Zotten anastomosieren am Rande der Areola durch einen zierlichen Ring, aus dem sich die abführenden Venen in die Areola einsenken und sich in der tieferen Schichte des Chorions zu gröberen Stämmchen vereinigen.

Den Areolae entsprechend finden sich auch in der Uterinschleimhaut gefäßarme, glatte, grubenförmige Vertiefungen, auf welchen die vergrößerten und geschlängelten Uterusschläuche ausmünden. Die zwischen diesen Vertiefungen und dem Chorion gelegene Spalte ist mit Uterinmilch erfüllt (Fig. 161).

Die aufeinander treffenden Enden benachbarter Chorien stülpen sich gegenseitig ein. In der Folge kommt es aber nicht nur zur Verwachsung benachbarter, in einem Horne gelegener Eier untereinander, sondern es können, wie ich das ausnahmsweise in mehreren Fällen sah, sogar alle im ganzen Uterus vorhandenen Fruchtschläuche miteinander verwachsen. Dann liegen die von ihren Amnien umhüllten Früchte scheinbar in einem einzigen Chorion.

Der zwischen den Zipfeln zweier benachbarter und ineinander eingestülpter Chorionenden im Uterus befindliche schmutziggrüne Brei besteht aus zerfallenen Zellen, Resten von Blutextravasaten und geronnenem Eiweiß.

Die Areolae und Uteringruben sollen vorzugsweise nutritive, das übrige die Zottenwülste tragende Chorion dagegen respiratorische Leistungen haben.

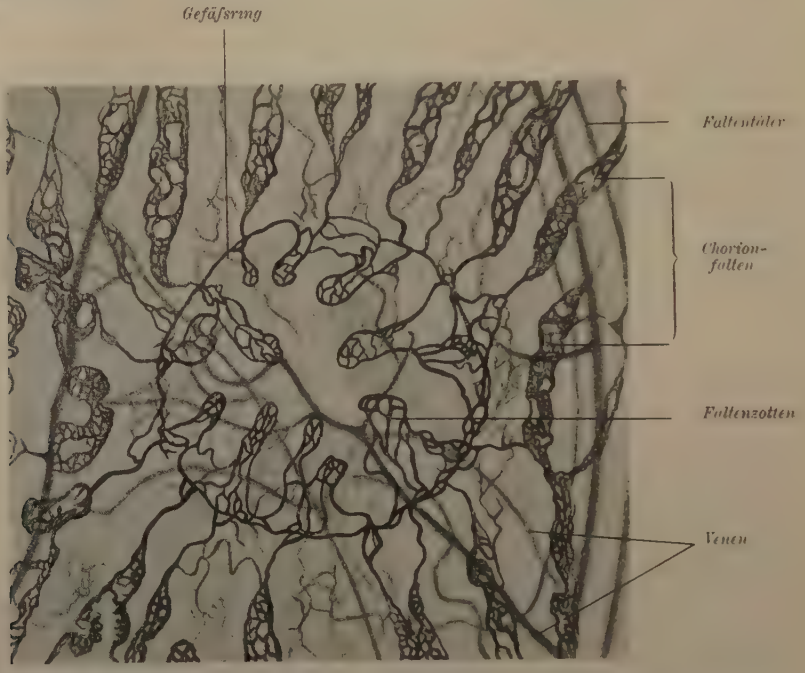



Fig. 160. Injizierte Areola aus dem Allantochorion des Schweines.
Man sieht die auf der Uterinfläche verlaufenden Faltenscheitel und Faltenzotten und die in der Tiefe verlaufenden Venen. Das Präparat ist von der uterinen Fläche her gezeichnet.

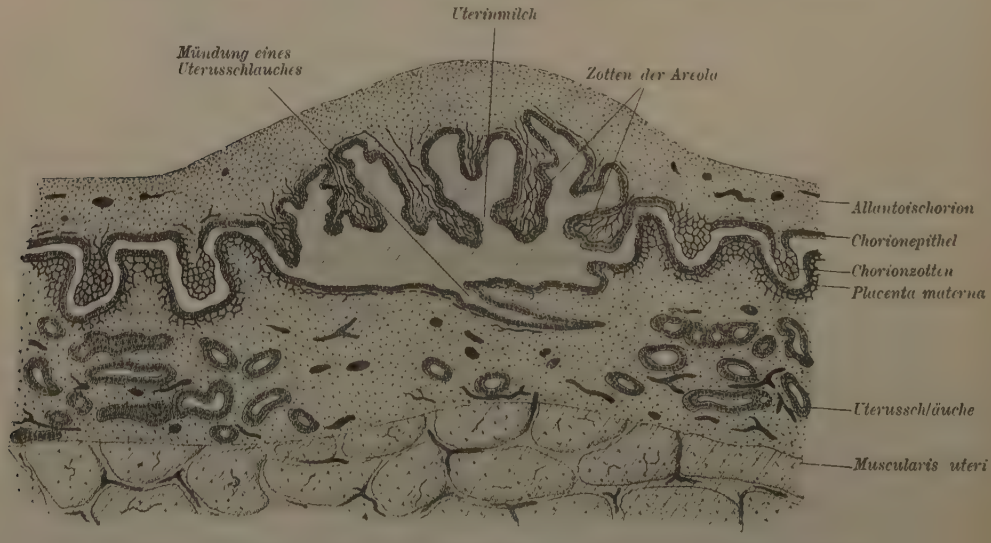



Fig. 161. Querschnitt durch die Uterusschleimhaut und das Chorion des Schweines in der Gegend einer Areola. Nach Taffani. Vergr. etwa 50:1.

Den Placentartypus des Schweines zeigen im wesentlichen auch die Halbaffen, Wale, Zahnarme, das Tapir, das Nilpferd und Kamel.

Bei den Wiederkäuern entstehen um die Zeit des Amnionverschlusses, und zwar zuerst in der Umgebung des Amniosnabels auf dem amniogenen Chorion im Gebiete des Placentarfeldes,

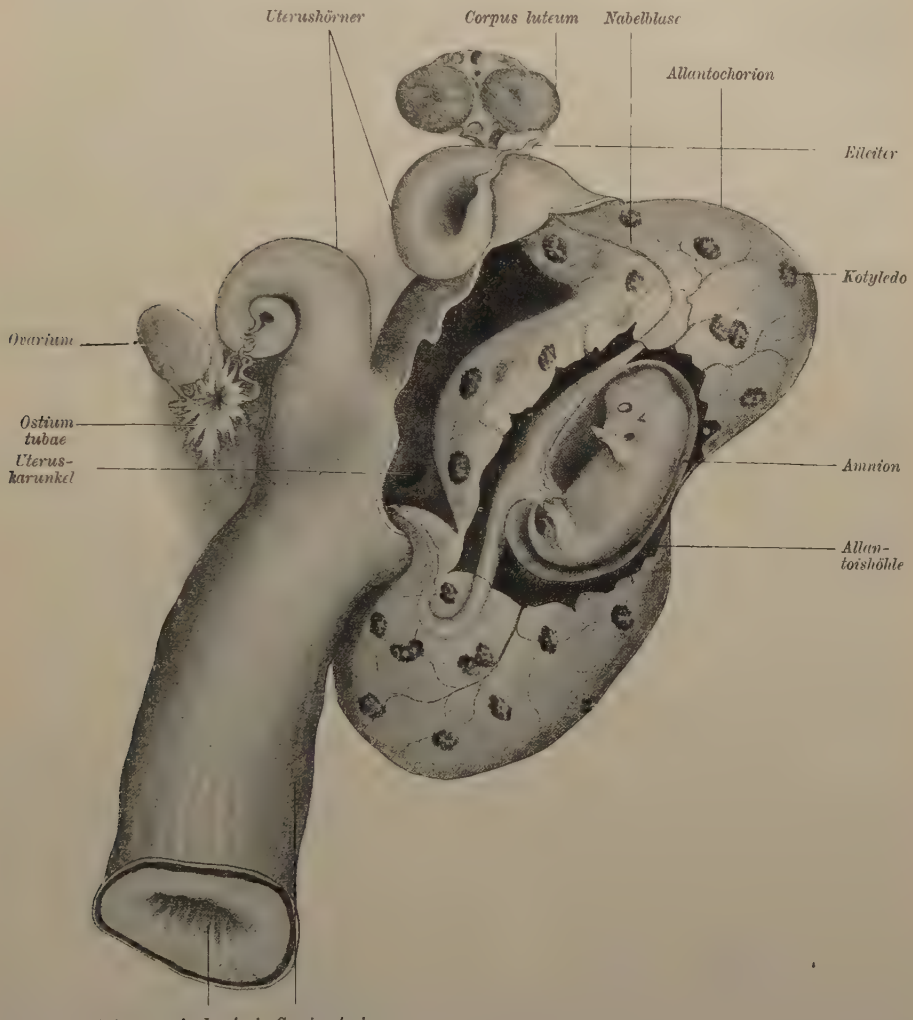



Fig. 162, Eröffneter Uterus mit Fruchtblase vom Schafe.

kleine kegelförmige solide Epithelwucherungen (Epithelzotten). Sie heften die glatte Fruchtblase fester an den Uterus. An dessen Schleimhaut sind inzwischen die auch im nicht trächtigen Uterus schon bemerkbaren rundlichen Schleimhautverdickungen, die Karunkeln, allmählich zu napfförmigen, von vielen blindsackförmigen Vertiefungen

durchsetzten Organen herangewachsen. An diesen Stellen entwickeln sich besondere gefäßreiche Zottenbildungen im Gegensatze zu den ursprünglich über die ganze Oberfläche des Keimschlauchs zerstreuten Zöttchen. Diese größeren als Kotyledonen bezeichneten Zottenbüschel wachsen in die drüsenlosen Karunkeln ein. Eine solche aus einer Uterinkarunkel und den Zottenbüscheln bestehende Placenta bezeichnet man als Placentom. Die zwischen den Placentomen gelegenen Strecken der Uterusschleimhaut und des Chorions verhalten sich wie bei einer Placenta avillosa oder diffusa.

In späteren Stadien der Trächtigkeit werden die Karunkeln beim Rinde zu etwa 5 cm dicken und 10 cm langen rundlichen oder ovalen gestielten Gebärmutterknöpfen, in welche durch den Stiel zahl-

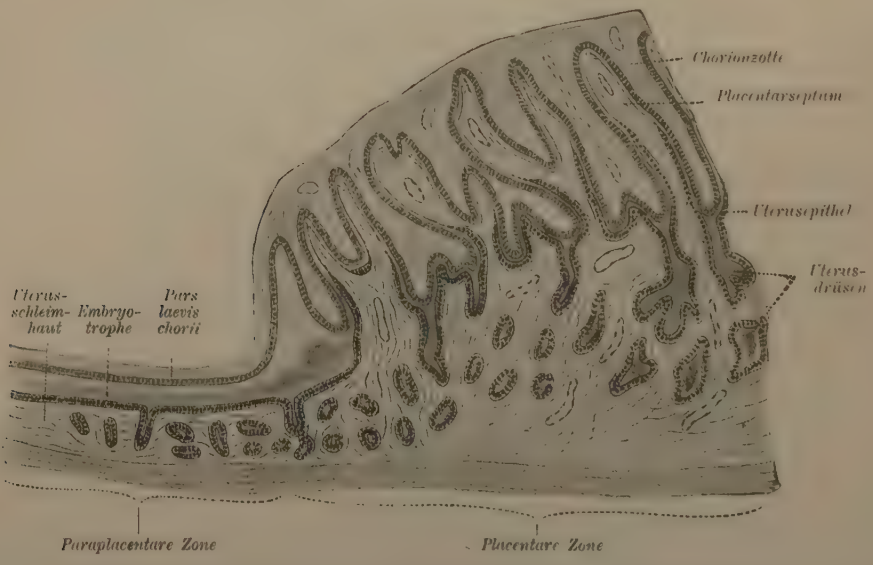



Fig. 163. Schema eines Schnittes durch den Rand eines Placentoms der Hirschkuh. Nach Großer. Vergrößerung 8:1.

reiche Blutgefäße eintreten. Beim Schafe und der Ziege sind die Stiele undeutlich oder fehlen, und die Karunkeln ragen weniger als isolierte Schleimhautbildungen über die Oberfläche vor, sondern werden von der gewulsteten Schleimhaut napfartig umfaßt und heißen deshalb Gebärmutternäpfe.

Die Verbindung der Kotyledonen mit den Karunkeln ist bei der Kuh noch eine ziemlich lockere. Bei Lösungsversuchen kann man die Kotyledonen aus den Karunkeln herausziehen wie die Finger aus einem Handschuh. Inniger ist die Verbindung beim Schafe, bei welchem während der Geburt, abgesehen von den zur Bildung der Embryotrophe verwendeten Epithelien der Uterusdrüsen, auch Epithelien

der Uteruskarunkeln mit dem Chorion abgestoßen werden. Auch der einige Stunden nach der Geburt bemerkbare blutige Ausfluß aus den Geschlechtsteilen des Mutterschafes spricht für eine Übergangsform seiner Semiplacenta zu einer Placenta vera.

Am Rande der Kotyledonen ist ein Teil der Zotten nicht in die gefäßhaltigen Krypten der Karunkeln, sondern in eine grünbraune, schmutzig pigmentierte Masse, in Embryotrophe eingesenkt. Zwischen den Kotyledonen findet man, namentlich bei der Kuh, noch vereinzelte Zottengruppen, welche an die ursprüngliche allgemeine Verteilung der Zotten auf dem Chorion erinnern.

Die Wiederkäuer besitzen also eine charakteristische, multiple, aus einzelnen Placentomen bestehende Placenta.

Zwischen den Karunkeln münden die Uterusdrüsen. In diese wachsen Chorionzotten ebensowenig ein wie beim Pferd und Schwein.

Der Trophoblast besteht bei dem Schafe aus einer zelligen Grund- und an älteren Fruchtblasen, aus Andeutungen einer oberflächlichen, aus einer rudimentären Deckschicht in Gestalt mehrkerniger kerniger, sich intensiv färbenden Plasmodienballen. Das Allantochorion bildet schließlich einen seiner Länge und Weite nach verschieden geräumigen zweihörnigen Sack, dessen Enden man in wechselnder Ausdehnung zuerst mit Flüssigkeit erfüllt, dann aber als käsig aussehende Anhängsel abgestorben findet. An der Grenze dieser abgestorbenen Zipfel biegen die Choriongefäße schlingenförmig um.

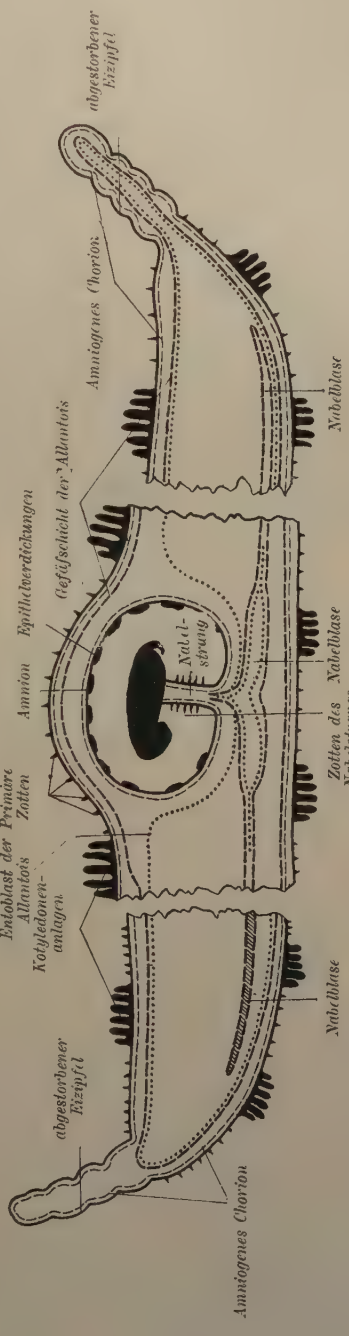



Fig. 164. Schema der Embryonalanhänge der Wiederkauer.
Die zwischen den Enden und dem Mittelstück des Fruchtschlauches gelegenen Teile sind ausgeschnitten zu denken.

Das Absterben betrifft entweder nur das amniogene Chorion und tritt dann schon ein, noch ehe die Allantoiszipfel die Eienden völlig ausfüllen, oder der Prozeß betrifft sowohl die Enden des amniogenen Chorion als auch die Allantoisenden.

Bei Anwesenheit mehrerer Fruchtschläuche stülpen sich zuerst die amniogenen Chorien und bei entsprechender Länge derselben auch die Allantoiden an den Enden gegenseitig ein, bleiben aber noch einige Zeit leicht voneinander trennbar. Erst nach völliger Ausbildung der Allantochorien kommt es zu einer Verwachsung der Fruchtschläuche, jedoch ohne Gefäßanastomosen. Die eingestülpten Chorionteile bleiben glatt.

Die Blutgefäßverteilung in den Kotyledonen der Wiederkäuer ist der in den Kotyledonen des Pferdes ähnlich.

## Die Embryotrophe

der Huftiere besteht namentlich im ersten Monat aus einer milchartigen, im frischen Zustande alkalisch reagierenden, als „Uterinmilch" bezeichneten, später an Masse abnehmenden Flüssigkeit, welche zahl-

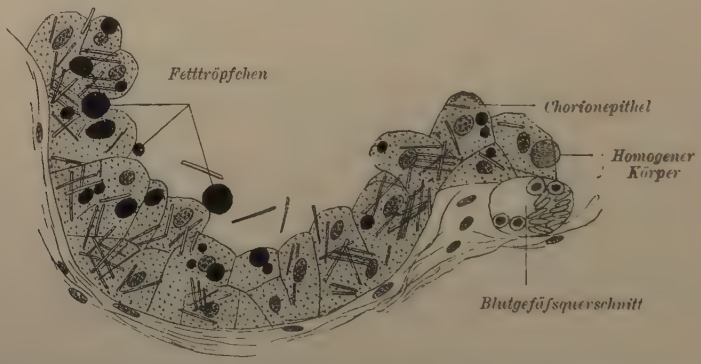



Fig. 165. Senkrechter Schnitt durch den Trophoblast eines 30 Tage alten Fruchtschlauches vom Schafe im Bereiche einer Kotyledonenanlage. Die Epithelien des Trophoblasts sind mit Fetttropfen und homogenen Körpern sowie eigentümlichen Stäbchen (Eiweißkristalloide?) erfüllt. Vergr. 300 : 1.

reiche aus der Schleimhaut ausgewanderte, fettig zerfallende Leukocyten (Schaf), Fetttröpfchen, eigentümliche Stäbchen- und abgeschnürte und zerfallende Drüsenteile als Symplasmaklumpen enthält. Vom zweiten Monate ab werden die Leukocyten spärlicher, die Symplasmaklumpen in den stark erweiterten Drüsen reichlicher. In den Karunkeln kommt es zu teilweisem Epithelzerfall, zu Symplasmabildungen und Blutungen, die auch zwischen den Zottenbüscheln der Equiden nicht fehlen. Die Embryotrophe wird bei den Wiederkäuern nicht nur durch die Kotyledonen, sondern auch durch die ganze Chorionfläche aufgenommen.

Am Schafuterus fand ich zuweilen eigentümliche, tiefschwarze, ausgedehnte Pigmentierungen. Sie entstehen durch Ansammlung von Pigment aus Blutungen in die Schleimhaut bei der Brunst oder Trächtigkeit. Der Blutfarbstoff wird von Leukocyten aufgenommen, zu Pigment umgewandelt und an die Schleimhautoberfläche transportiert.

## 2. Deciduaten.

### Fleischfresser (Placenta zonaria).

Katze: Tragezeit etwa 56 Tage; Zahl der Jungen: 1—8.

Hund: Tragezeit 58—62 Tage; Zahl der Jungen: 1—8, selten mehr.

Die Keime der Katze und des Hundes brauchen 8—10 Tage zur Passage durch den Eileiter und kommen völlig abgefurcht im Uterus an. Dort findet man sie als freie runde oder ovale kristallklare, zum Teil noch von einem von dem Oolemma und einer ihm aufgelagerten Sekretschicht umhüllte Bläschen. Die aus Oolemma und dem zähen Sekret der Uterindrüsen gebildete Hülle bezeichnet man als Prochorion oder Vorchorion. Durch Auswachsen zweier im Bereiche des Eiäquators gelegener Stellen[1]) werden die Keimblasen zitronenförmig. Das Amnion schließt sich relativ spät in Gestalt einer linearen Naht. Das Exocöl spaltet die große Nabelblase vom amniogenen Chorion ab. Dieses treibt, am Placenartwulst beginnend, in einer gürtelförmigen Zone der Placentarzone massenhafte Zöttchen. Nur die verjüngten Enden der zitronenförmigen Fruchtblase bleiben frei von Zotten und glatt.

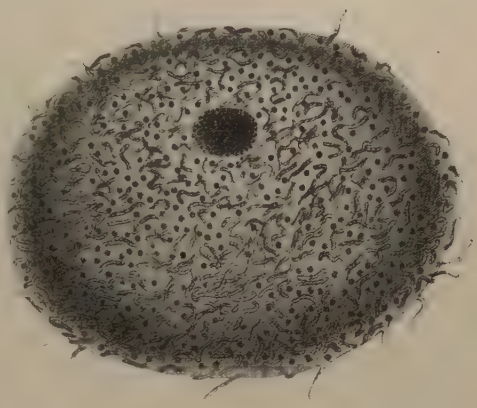


Fig. 166. Keimblase des Hundes. Vergr. 45:1. Die Keimblase und der Embryonalknoten sind vom Oolemma umhüllt. Auf diesem bemerkt man die zottenähnlichen Sekretmasten, welche die Uterusdrüsen auf die Außenfläche des Oolemmas absondern.

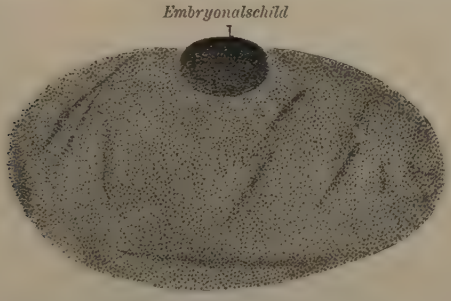



Fig. 167. Ovale Keimblase des Hundes (aus dem Prochorion ausgeschält) mit stark konvexem Embryonalschild. Vergr. 20:1.

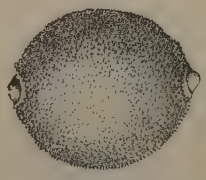


Fig. 168. Drei Wochen alte Fruchtblase der Katze. Natürliche Größe.

[1]) Gewöhnlich bezeichnen die Autoren fälschlich den später von den Chorionzotten überzogenen Teil des Eies als „Äquator“ und die verjüngten glatten Eienden als „Pole“. Im Gegensatze dazu verstehen wir unter Äquator stets den zwischen animalem und vegetativem Pol der Keimblase gelegenen Teil.

Dadurch ist die Gürtelform der Placenta fetalis schon etwa Ende der dritten Woche ausgebildet.

Im Gebiete des fetalen Placentarwulstes bemerkt man vereinzelte vielkernige Klumpen, die aber bald wieder zu Grunde gehen. Von der Grundschicht des Ektoblasts geliefert, sind sie entweder eine Andeutung oder die letzten Spuren einer, z. B. auch beim Igel, wohlentwickelten Deckschicht, die in besonderer Ausbildung uns beim Menschen noch beschäftigen wird.

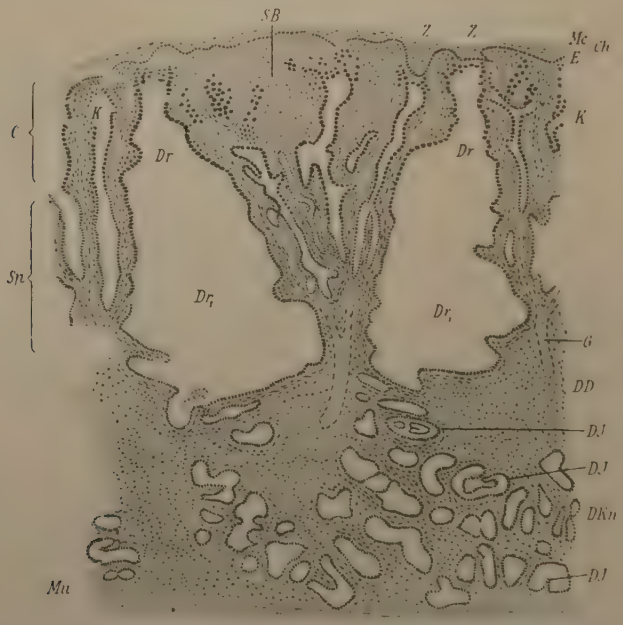



Fig. 169. Schnitt durch Chorion und Uterus einer 21 Tage trächtigen Hündin. Vergr. etwa 25:1. *Ch* = Chorion; *Mc* = Membrana Chorii; *E* = Chorionektoblast; *Z* = Chorionzotten; *C* = Compacta; *SB* = Subepitheliale Lage; *Sp* = Spongiosa; *Mu* = Muscularis; *Dr* = Drüsen; *K* = Krypten; *Dr*1 = Drüsenkammern; *DD* = Drüsendeckschicht; *DKn* = Drüsenknäuelschicht; *DJ* = Drüseninvaginationen; *G* = Gefäße.

Man unterscheidet bei der geschlechtsreifen Hündin kurz vor oder während der Brunst zwei nebeneinander bestehende Drüsenformen: die kurzen „Krypten“ und die langen „Drüsen“. Der noch nicht geschlechtsreifen Hündin fehlen die Krypten.

Während der Brunst erweitern sich die vorher engen Krypten sowie die stärker geschlängelten und in ihren unteren blinden Enden beträchtlich erweiterten Drüsen. Sehr wesentliche Veränderungen zeigt eine Placenta vom 21. Tage nach der Begattung.

Das nun flimmerlose Oberflächenepithel des Uterus ist stark abgeflacht, aber durchweg deutlich von dem Bindegewebe der Uterus-

mucosa zu unterscheiden. Seine Kerne färben sich sehr intensiv. Ihr Chromatin ist zu einem homogenen oder körnigen Klumpen zusammengeflossen. Scharfumbiegend hängt das Oberflächenepithel mit dem stark verdickten, oft keulenförmigen Epithel der noch offenen Krypten und Drüsen zusammen. Durch Aufquellen der die Mündung umgebenden Epithelien wird der Eingang in die meisten Drüsen und Krypten verschlossen. Die ganze Uterusschleimhaut ist stark durchsaftet, sehr blutreich und von größeren oder kleineren Blutungen durchsetzt.

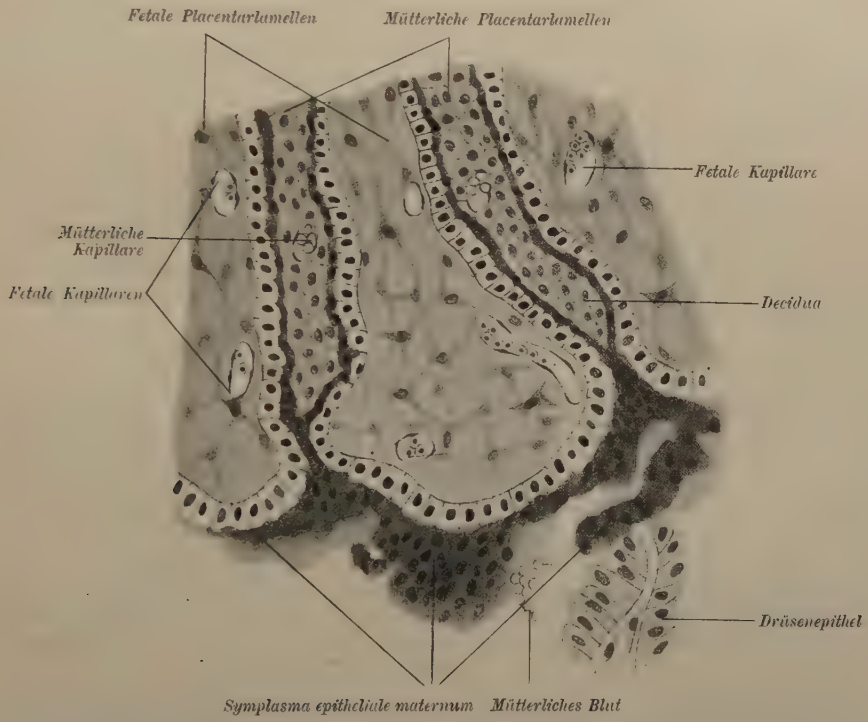



Fig. 170. Senkrechter Schnitt durch die Placenta einer Katze im Gebiet der freien Enden der fetalen Placentarlamellen. Vergr. 300:1.

Das amniogene Chorion legt sich nun der Uterusmucosa an und zeigt die zum Teil in offene Drüsen und Krypten sich einsenkenden epithelialen Zottenanlagen. Ebensolche beginnen die geschlossenen Drüsen- und Kryptenmündungen einzustülpen. Man kann nun, mag die Mündung der Drüsen und Krypten noch offen oder schon geschlossen sein, an einem senkrechten Schnitt durch die ganze mütterliche Placentaranlage folgende zum Teil auch für das Verständnis der Placentarbildung des Menschen wichtige Schichten unterscheiden:

1. Die Compacta. Sie besteht unter dem degenerierenden Oberflächenepithel aus den Mündungsstücken der Drüsen, Krypten und

dem interstitiellen die Blutgefäße enthaltenden Bindegewebe. Dies bildet dicht unter dem Oberflächenepithel die subepitheliale Lage. Die Compacta ist stets von größeren oder geringeren Mengen von Leukocyten durchsetzt.

2. Die Spongiosa enthält die stark erweiterten unteren Abschnitte der Krypten, deren Wandung durch zahlreiche Ausbuchtungen uneben erscheint, sowie die von dünnen bindegewebigen Wänden umscheideten stark erweiterten Drüsenräume, welche man als Drüsenkammern bezeichnet.

3. Der Boden der Drüsenkammern ruht auf einer verdickten Bindegewebslage, welche die stark erweiterten, aber noch deutlich voneinander abgrenzbaren Drüsenknäuel enthält. Später verwischen sich die

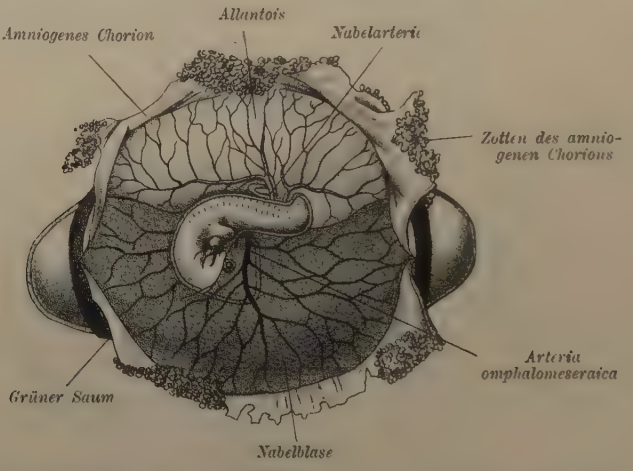



**Fig. 171. 25 Tage alte Fruchtblase eines Hundes. Nach v. Bischoff. Vergr. 2:1.**
**Das amniogene Chorion ist geöffnet. Der stark spiralförmig gekrümmte Embryo ist mit dem Kopfe in die auf seiner linken Seite liegende Nabelblase eingestülpt. Über ihm liegt die Allantois. Der grüne Saum oder das Randhämatom ist sehr deutlich.**

Grenzen der einzelnen Drüsenknäuel, indem sich die erweiterten Drüsenabschnitte dicht aneinander pressen. Man findet dann eine aus den dicht gedrängten Drüsenquerschnitten bestehende Lage, die tiefe Drüsenschicht. Sie wird später durch eine wohl begrenzte, nur von den in die Kammerböden einmündenden stark gewundenen Drüsenabschnitten durchsetzte Bindegewebslage, die „Drüsendeckschicht", von den Drüsenkammern abgegrenzt.

4. Die tiefe Drüsenschicht ruht direkt auf der Muscularis uteri. Ausnahmsweise reicht auch da und dort ein Knäuel etwas in die Muscularis herein.

Das Epithel des Mündungsstückes der Drüsen nnd Krypten ist, wie das der ganzen Krypten und Drüsenkammern, stark gequollen und in lebhafter Wucherung begriffen.

Im Gegensatze zu den beim Hunde geschilderten Verhältnissen wandeln sich in den subepithelialen Bindegewebsschichten der Katze ebenso wie in den bindegewebigen Wänden der mütterlichen Placentarlamellen die Bindegewebszellen in typische, d. h. rundliche oder eckige, glykogenhaltige Deciduazellen (Fig. 170) um, die der Hündin fehlen — ein bemerkenswerter Unterschied in der Placenta so nahe verwandter Tiere. Ein niedriges, meist nur kubisches Epithel bekleidet die in die Drüsenkammern mündenden Drüsenknäuel. In der tiefen Drüsenschicht ist das Epithel oft noch stärker abgeflacht.

Die Chorionzotten werden in der Folge zu Lamellen. In der Mitte der Gravidität ragen die Placentarlamellen nach Zer-

Fig. 172. Schema des Placentarrandes eines Hundes nahe der Reife. Nach Großer.

störung der eingestülpten Drüsenwand und nach Auflösung des sie deckenden Symplasmaüberzuges frei in die Drüsenkammern hinein. Diese enthalten außer schleimartigem Sekret reichliches Fett und den aus dem mütterlichen Symplasma epitheliale und conjunctivum der Drüsenwände bestehenden Detritus, sowie aus den eröffneten Gefäßwänden ergossenes Blut. Das alles bildet eine im Schnittpräparate auffallende, die fetalen Placentarlamellen bedeckende Zone, die Detrituszone (Fig. 170).

Man kann nachweisen, wie die Blutgefäße im Bereiche der Placenta materna durch Verdünnung ihrer Wand zu Uteroplacentargefäßen werden. In den nun stark erweiterten Blutgefäßen der Kammerwände kommt es zu Stasen. Nach Abschilferung des Epithels werden das Bindegewebe der Kammerwand und die Gefäßwände aufgelöst.

Der Inhalt der Gefäße mischt sich nun in größeren oder kleineren Mengen roter Blutkörper dem Kammerinhalt bei. Die roten Blutscheiben werden hier ebenfalls aufgelöst, oder sie werden ebenso wie das Fett und die Chromatinbröckel von den Epithelien der Chorionzotten in Substanz aufgenommen. Ein an Eosinpräparaten am freien Ende der Chorionepithelien auffallender roter Saum deutet auf Aufnahme gelösten Hämoglobins.

Bald, nachdem sich das amniogene Chorion an die Uterusschleimhaut angelegt hat, werden die Fruchtkammern auch äußerlich als Auftreibungen des Uterus sichtbar. Ihre die Fruchtblase bergenden Höhlungen kommunizieren zunächst noch mit den Lichtungen der

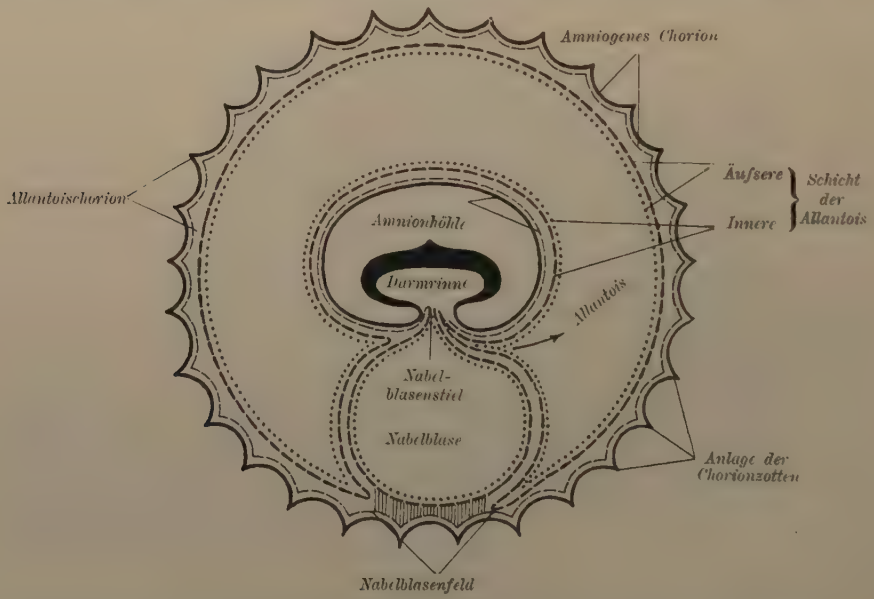



Fig. 173. Schema der Embryonalanhänge des Hundes auf einem senkrechten Querschnitt durch die lange Achse der Fruchtblase. Mit einigen Abänderungen, nach v. Bischoff. Die Decidualaülle ist nicht abgebildet.

Zwischenstrecken. In der Kammer verlieren die Fruchtblasen der Katze im Gegensatze zu denen des Hundes rasch ihre Zitronenform. Ihre beiden etwas ausgezogenen glatten Enden, die Chorionkuppeln, stellen ihr Längenwachstum ein und wandeln sich unter Zunahme des zwischen ihnen liegenden gürtelförmigen Zottenbezirkes zu konvexen Deckeln des jetzt tonnenförmigen Eies um.

Bei Hund und Katze kommt es in der Placenta zu wiederholten physiologischen Blutungen aus den Uteroplacentargefäßen. Am auffallendsten sind diese Verhältnisse am Placentarrand, wo durch sie das ringförmige Randhämatom (Fig. 171 und 172) gebildet wird und durch Verfärbung des Blutfarbstoffes beim Hunde der grüne, bei

der Katze der braune Placentarsaum der Autoren entsteht. Die ganze Masse (Blut, grüner oder brauner Farbstoff, Hämoglobinkristalle) liegt stets zwischen Trophoblast und Uterusschleimhaut und reicht teilweise bis in die Uterusschläuche hinein. Der Trophoblast der Chorionzotten ist bis in die späteste Zeit der Trächtigkeit mit diesem Farbstoff und beim Hunde mit aufgenommenen roten Blutscheiben geradezu vollgestopft.

Bei den marderartigen Raubtieren und beim Dachse finden solche Blutergüsse nicht am Placentarrande und nicht in Ringform, wie in Fig. 171, sondern in beutelartige Einstülpungen des Chorions statt.

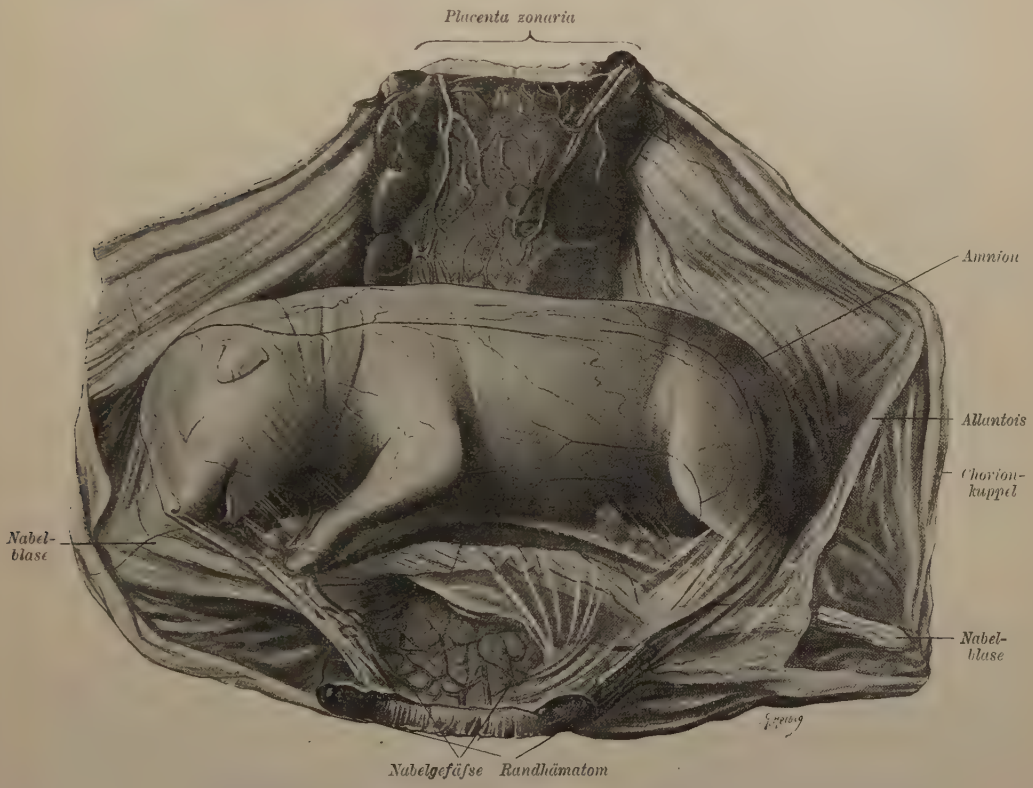



Fig. 174. Eröffnete Fruchtblase des Hundes kurz vor dem Wurfe, etwas verkleinert.

Bei den Raubtieren wird also die Uterusschleimhaut, mütterliches Blut und Drüsensekret in besonders auffallender Weise zur Nahrung des Embryos verwendet. Die mütterliche Placenta wird während der Trächtigkeit bis in die Nähe der Drüsendeckschicht durch die Placenta fetalis abgefressen.

Die durch diesen Zerstörungsprozeß erleichterte Ablösung der Placenta materna bei der Geburt erfolgt in einer dicht über der Drüsendeckschicht gelegenen Fläche. Alles, was über dieser Fläche liegt, ist

also Decidua oder Placenta uterina. Durch Wucherung des Bindegewebes und des Epithels der tiefen Drüsenschicht wird die bei der Geburt entstehende Wundfläche wieder überhäutet.

Die durch das Cölom nur unvollständig vom amniogenen Chorion abgespaltene Nabelblase bleibt in Gestalt eines vaskularisierten, vorübergehend als Dottersackplacenta funktionierenden „Nabelblasenfeldes“ oder Omphalochorions mit dem amniogenen Chorion wie bei dem Pferde ein Zusammenhang (Fig. 173). Ein Sinus termalis wird auf der Nabelblase nicht ausgebildet. Da die Fruchtblase zitronen- oder tonnenförmig ist, muß auch die große Nabelblase diese Form wiederholen (Fig. 174). Die Allantois legt sich ins Cölom einsprossend dem amniogenen Chorion zuerst in einem scheibenförmigen Bezirk an und vaskularisiert dessen Zotten. Erst allmählich wächst sie in einem gürtelförmigen Gebiete von rechts her über den vom Amnion umschlossenen, auf der großen Nabelblase liegenden und mit seinem Kopfende tief in die äußere Nabelblasenfläche sich einstülpenden Embryo herüber und vaskularisiert das ganze zottentragende, gürtelförmige Gebiet des amniogenen Chorions (Fig. 171). Später erfüllt sie auch noch die placentafreien Enden der Fruchtblase. Die Ränder des Nabelblasenfeldes werden am spätesten von der vorwachsenden Allantois erreicht, und die Allantoisränder schließen sich dann unter der Nabelblase (Fig. 173). Damit wird also nicht nur der vom Amnion umschlossene Embryo, sondern auch die Nabelblase, ähnlich wie beim Pferde, von der Allantois umscheidet.

Die Nabelblase besteht beim Fleischfresser bis zur Geburt als gefäßreicher, zusammengefallener faltiger Sack.

Auch die Enden der Fruchtblase werden schließlich von einem im Gegensatze zu der Placenta materna nur dünnen und durch den Mangel von Uterusdrüsen ausgezeichneten Decidualüberzug, der die Eikammern gegen die Zwischenstücke abschließt, umhüllt.

Der Placentargürtel nimmt gegen Ende der Trächtigkeit, während sich die Eienden wesentlich vergrößern (Fig. 174), relativ bedeutend ab und beträgt bei der Geburt nur noch etwa $^1/_5$ der ganzen Eilänge. Bei den Wieseln sondert sich ursprünglich gürtelförmige Placenta durch Rückbildung des Zwischengewebes in zwei scheibenförmige Placenten.

### Nagetiere.

Kaninchen. Placenta discoides. Tragezeit: 4 Wochen; Zahl der Jungen: 4—8 und mehr.

Als Beispiel einer Fruchtblase mit scheibenförmiger Placenta, wie sie bei Insektenfressern, Nagern, Fledermäusen sowie bei den Affen und den Menschen sich findet, mag eine summarische Beschreibung der allerdings noch nach vielen Seiten hin strittigen Art der Placentabildung des Kaninchens dienen.

Die sich furchenden Keime passieren in 3—4 Tagen den Eileiter. Sie gelangen, noch von dem Oolemma und einer auf deren Außenfläche seitens der Eileiterschleimhaut abgelagerten Gallertschicht, also von einem Prochorion umhüllt, in Form kugelrunder Keimblasen in den (Fig. 31 *C*) Uterus.

Durch das Exocöl wird dann eine große kugelförmige, gefäßhaltige, mit deutlichem Sinus terminalis versehene Nabelblase, aber nur bis zum Äquator der Fruchtblase, abgespalten. Ihre untere Hemisphäre bildet, ohne Mesoblast und Gefäße zu enthalten, ein aus Ekto-

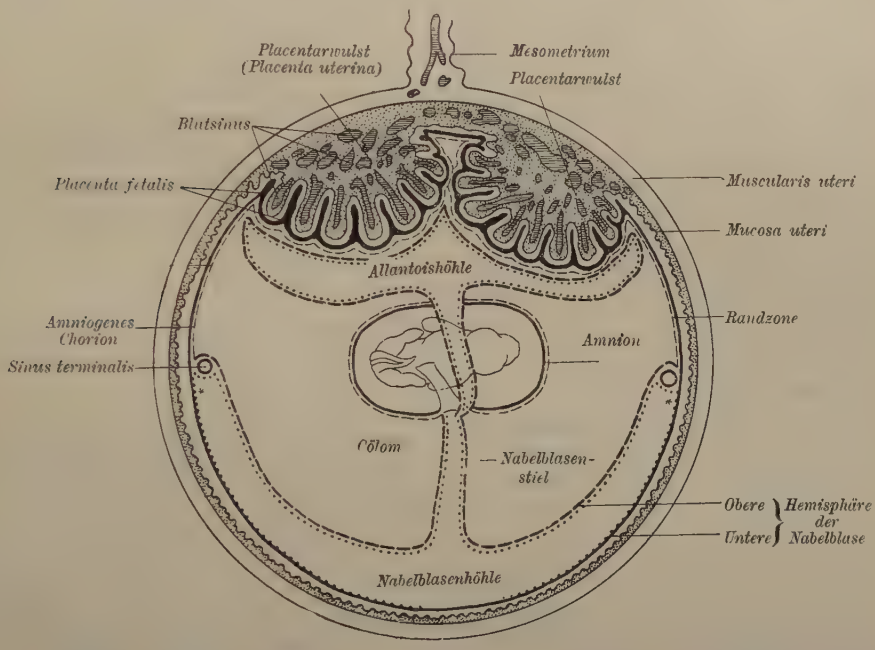



**Fig. 175. Schema der Embryonalanhänge des Kaninchens. Zwischen × — × unterhalb der Querschnitte des Sinus terminalis liegt das große bis zum Äquator der Fruchtblase reichende Nabelblasenfeld oder das Omphalochorion. Über dem Querschnitt des Sinus terminalis liegt die nur aus amniogenem Chorion bestehende Randzone.**

blast und Dotterblatt bestehendes Nabelblasenfeld (den Rest der Keimblase). Das amniogene Chorion reicht nur bis zum Äquator (Fig. 175). In die Wand der oberen Nabelblasenhemisphäre stülpt sich das vom Amnion umschlossene Kopfende des Embryos, ähnlich wie bei den Fleischfressern und allen Tieren mit großer kugelförmiger Nabelblase, tief ein. Das Amnion schließt sich relativ spät mit linearer Naht. Die Allantois bleibt relativ klein, legt sich nur an einer kreisförmigen Stelle dem zottentragenden amniogenen Chorion an und bildet die aus gefäßhaltigen Blättern bestehende scheibenförmige Placenta fetalis. Zwischen ihr und dem

Sinus terminalis besteht demnach wie beim Pferde, aber in größerer Ausdehnung und bleibend, eine Randzone um das Nabelblasenfeld (Fig. 175). Zwischen Nabelblase, Amnion und Allantois sammelt sich eiweißhaltige Flüssigkeit an, die zusammen mit dem heranwachsenden Embryo die obere Nabelblasenhemisphäre gegen die untere einbuchtet und damit die Nabelblasenhöhle spaltförmig verengt.

Die untere stets gefäßlose Nabelblasenhemisphäre schwindet später. Dann liegt die obere Nabelblasenwand mit ihren Gefäßen der Uteruswand dicht an und nimmt das von ihr durch Gewebszerfall gelieferte Nährmaterial auf. Diese Stelle wird als Obplacenta bezeichnet.

Die eigentliche Placentarstelle befindet sich an der mesometralen Uterusseite, wo die Keimblasen zwischen stark vorspringenden Längsfalten der Schleimhaut, den mütterlichen Placentarwülsten, liegen.

Noch ehe sich das Amnion schließt, entsteht um das Hinterende des Embyos herum, auf der Keimblase, ein hufeisenförmiger Wulst aus plasmodiumartiger Ektoblastmasse (Deckschicht des Ektoblasts), in dessen Gebiete noch vor dem Verschlusse des Amnions die Verbindung der Fruchtblase mit dem Uterus eintritt. Die Grundschicht des Ektoblasts besteht aus scharf konturierten Zellen. Das Plasmodium geht aber nach verhältnismäßig kurzer Zeit wieder, ähnlich wie beim Hunde, zugrunde.

Von manchen Autoren wurde das Plasmodium von dem Uterusepithel abgeleitet. Der Nachweis, daß sich dieses Plasmodium vor der Anlagerung der Keimblase an die Uterusschleimhaut noch innerhalb des Prochorions bildet, zeigt, daß es nur vom Trophoblast gebildet sein kann.

Der Uterus besitzt nur eine, nämlich die gewöhnliche Form von Uterusschläuchen.

Aus den erwähnten Längsfalten an der mesometralen Seite entsteht durch Bindegewebs- und Gefäßwucherung in der Uterusschleimhaut die Placenta uterina oder materna. Das Oberflächenepithel des Uterus und das der Drüsenmündungen geht in diesem Gebiete unter Symplasmabildung zugrunde. Am achten Tage der Gravidität verbindet sich die Fruchtblase inniger mit der Uterusschleimhaut.

Die fetalen Zotten wandeln sich wie beim Hunde in mäandrisch gefaltete gefäßhaltige Blätter um, die tief in die mütterliche Placenta eindringen. Das mütterliche Blut zirkuliert in dünnwandigen, von einem Syncytium endotheliale maternum begrenzten Röhren, welche den Endothelröhren der fetalen Gefäße dicht anliegen.

In der Umgebung der gewucherten und große Blutsinus bildenden mütterlichen Gefäße, in welche die Chorionblätter eintauchen, findet man glykogenhaltige, aus Bindegewebszellen entstandene Deciduazellen. Sie bilden einen Hauptbestandteil der Placenta uterina, sind groß, rundlich mit deutlichem Kern und können, wenn

man ihre Herkunft nicht kennt, leicht mit Epithelien verwechselt werden. Auch beim Kaninchen geht außer dem Oberflächenepithel des Uterus ein großer Teil des Drüsenepithels zugrunde. Über die Bildung der verschiedenen als Embryotrophe dienenden Symplasmamassen gehen die Anschauungen noch weit auseinander. Die sinuösen Bluträume besitzen nach den einen ein von den Chorionzotten nur eingestülptes allseitig geschlossenes deutliches Endothel. Nach einer anderen auch von mir geteilten Ansicht ragen die Chorionblätter das Endothel durchbrechend frei in die mütterlichen Blutlakunen herein. Es besteht somit auch beim Kaninchen eine aus zerfallendem Uterusgewebe, Blut und einwachsenden Zotten bestehende Detritus- und Umlagerungszone.

In der zweiten Hälfte der Trächtigkeit regeneriert sich das Uterusepithel von den Drüsenresten aus. Es schiebt sich vom Rande her unter die bei den Nagetieren stielartig eingeschnürte Basis des Placenta materna. Dieser Stiel reißt bei der Geburt ab, die Placentarstelle wird sofort nach der Geburt wieder mit Epithel bedeckt, und die Tiere werden alsbald wieder brünstig.

## Primaten.

### Mensch. Placenta discoidea.

Gewöhnliche Schwangerschaftsdauer zehn Mondmonate zu 28 Tagen. In der Regel wird nur ein Kind geboren, in nicht seltenen Ausnahmefällen auch zwei, selten mehrere. Sechslinge sind bisher nur einmal beobachtet worden. Auf einem Epitaph in Hameln sind Siebenlinge (?) verewigt.

Eineiige Zwillinge oder Paarlinge entstammen stets einem Spermovium, liegen in einem gemeinsamen Chorion mit mehr oder minder einheitlicher Placenta, in welcher die Nabelgefäße beider anastomosieren. Solche Kinder gleichen sich nach der Geburt zum Verwechseln und sind stets gleichen Geschlechtes. Nach Erfahrungen an den Keimen niederer Wirbeltiere entstehen sie durch sehr frühe Trennung einer einheitlichen Keimanlage und führen zu den Doppelmißbildungen hinüber. Mitunter kann der eine Embryo den anderen durch raschere Entwicklung und Druck zum Absterben bringen. Er wird dann zu einer dünnen eintrocknenden Platte, zum Fetus papyraceus. Oder aber es bleibt der eine Paarling unter mangelhafter Entwicklung seines Gefäßsystems in der Entwicklung zurück, stirbt aber nicht ab, da er durch Gefäßanastomosen in der gemeinsamen Placenta durch den anderen Paarling ernährt wird. Doch wird er infolge seiner abnormen Blutzirkulation zu einem mehr oder minder form- und herzlosen Klumpen, zu einem Akardiakus (ἀκάρδιος = herzlos).

Entstammen dagegen zwei oder mehrere Früchte verschiedenen Spermovien, so spricht man von Mehrlingen. Sie können verschiedenen Geschlechtes sein und entstammen entweder mehreren Eizellen aus einem und demselben Follikel oder Eizellen aus mehreren Follikeln desselben oder beider Eierstöcke. Das Verhalten ihrer getrennten Fruchthüllen sichert dem Geburtshelfer die Diagnose.

### a) Decidua.

Die Veränderungen der Uterusschleimhaut während des Menstruationszyklus führen im Falle der Befruchtung zur Deciduabildung. Die Decidua verliert sich allmählich gegen den Eileiter zu und hört mit scharf gezacktem Rande am inneren Muttermunde auf. Bei Eröffnung eines graviden menschlichen Uterus aus der zweiten Woche der Schwangerschaft liegt die Fruchtblase nicht in der Uterushöhle, sondern in der zur Deciduа umgewandelten Uterusschleimhaut, und die Stelle ihrer Implantation ist meist nur durch Zerlegung des ganzen Präparates in Serienschnitte zu finden.

Die gesamte Decidua wird bei einer Geburt oder Fehlgeburt mit der Fruchtblase als Decidualsack ausgestoßen.

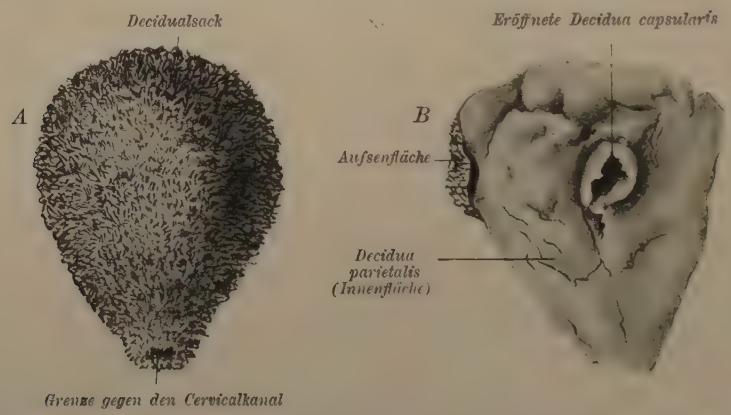



Fig. 176. *A.* Durch Fehlgeburt angeblich gegen Ende der zweiten Schwangerschaftswoche ausgestoßener Decidualsack. *B.* Derselbe von vorne aufgeschnitten. Man sieht die in der Decidua capsularis gelegene Höhle, in welcher die Fruchtblase lag.

Sie kleidet als Decidua parietalis (D. vera der älteren Autoren) die Uterusinnenfläche aus. In ihr liegt meist an der Vorder- oder Hinterwand des Uterus die Fruchtblase in der Implantationshöhle und wölbt deren Dach durch rasches Wachstum konvex als Decidua capsularis gegen die Uterushöhle vor. Der Boden der Decidua capsularis, die Decidua basalis (D. serotina), verdickt sich in der Folge und wird zur Placenta materna. Decidua capsularis und Decidua basalis gehen durch eine für die Vergrößerung der Einbettungshöhle wichtige ringförmige Zone, die Decidua marginalis, ineinander über.

Die Implantation des sehr kleinen Keimes in die pralle Uterusschleimhaut geschieht weder durch die Schwerkraft noch durch den Binnendruck des Uterus. Gegen eine exzentrische Implantation in eine Schleimhautfurche spricht das Fehlen von Uterusepithel in der Implantationshöhle. Es wird deshalb angenommen, daß sich der Keim des Menschen schon sehr früh, vielleicht noch im

Stadium der Furchung, wie bei dem Meerschweinchen und der Zieselmaus, unter fermentativer Wirkung seiner Zellen und Auflösung des Oberflächenepithels des Uterus interstitiell in die Schleimhaut einfrißt. In welcher Periode des Menstruationszyklus diese Implantation erfolgt, ist schwer festzustellen. Wahrscheinlich findet sie in der Regel vor der Menstruationsblutung statt und verhindert auf unbekannte Weise deren Eintritt. Ausnahmsweise kann die Implantation schon im Eierstock oder im Eileiter stattfinden (Eierstock- und Eileiterschwangerschaft).

Die Bildung der Decidua geschieht durch Verdickung und Umwandlung der schon während der Menstruation äußerst blutreichen Schleimhaut. Beim Beginne der Schwangerschaft bis zu 1 cm dick, verdünnt sie sich wieder von dem Zeitpunkte ab, wo die Decidua capsularis um die wachsende Fruchtblase derart an Größe zunimmt, daß sie die Uterushöhle auf eine enge Spalte reduziert (Fig. 178 und 194). Schließlich berührt die Außenfläche der Decidua capsularis die Innenfläche der Decidua parietalis und verwächst mit ihr. Beide werden dann mit Ausnahme der Decidua basalis durch den Druck der wachsenden Fruchtblase so sehr verdünnt, daß ihre Dicke nur noch 1—2 mm beträgt. Man kann ein Stadium der Decidualverdickung oder der Evolution von dem der Verdünnung oder Involution der Decidua unterscheiden.

Das Evolutionsstadium der Decidua kennzeichnet sich histologisch außer der schon bei Besprechung des Menstruationszyklus betonten Infiltration mit Leukocyten noch durch das Längenwachstum der Drüsen unter gleichzeitiger Erweiterung ihrer Mündungen und Mittelstücke. Die trichterförmig erweiterten Drüsenmündungen bedingen das siebförmig durchlöcherte Aussehen der nun durch Furchen gefelderten jungen Decidua im Flächenbild. Im Bereiche der Mündungsstücke der Drüsen bildet die Schleimhaut die sehr kern- und zellenreiche Compacta und subepitheliale Bindegewebsschichte. Unter der Compacta liegt die durch beträchtliche Erweiterung der Drüsenmittelstücke und Verdrängung des Bindegewebes gekennzeichnete Drüsenkammerschicht oder Spongiosa (Fig. 177). Die erweiterten Drüsen enthalten reichliches Sekret. Die Endstücke der Drüsen bleiben enger und stark geschlängelt.

Nach Verwachsung der Decidua capsularis mit der parietalis schwinden in dieser die Drüsen bis auf ihre blinden, oft tief in die Uterusmuskulatur hineinreichenden Enden, in welchen das Epithel sich dauernd erhält.

Die bindegewebigen Vorstufen der Deciduazellen vermehren sich namentlich in der Compacta durch Mitose und wandeln sich vom Ende der zweiten Woche ab in die großen rundlichen oder durch gegenseitigen Druck polyedrisch gewordenen, zum Teil glykogenhaltigen Deciduazellen um (Fig. 190). In der Cervicalschleimhaut bilden sich

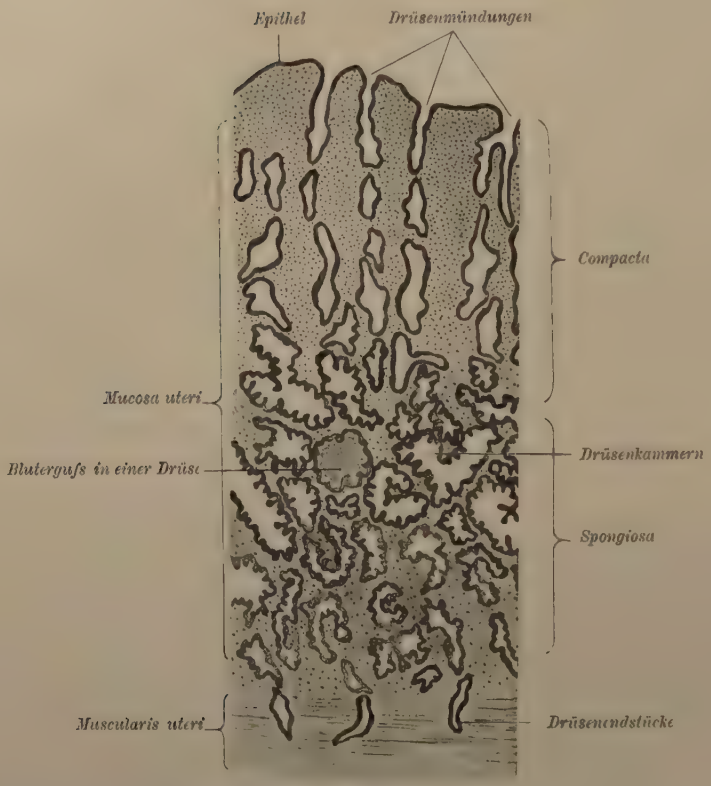



Fig. 177. Senkrechter Schnitt durch die Decidua graviditatis vom Beginn der Schwangerschaft. Halbschematisch aus zwei Präparaten von Prof. Dr. Ph. Jung kombiniert. Vergr. etwa 20:1.

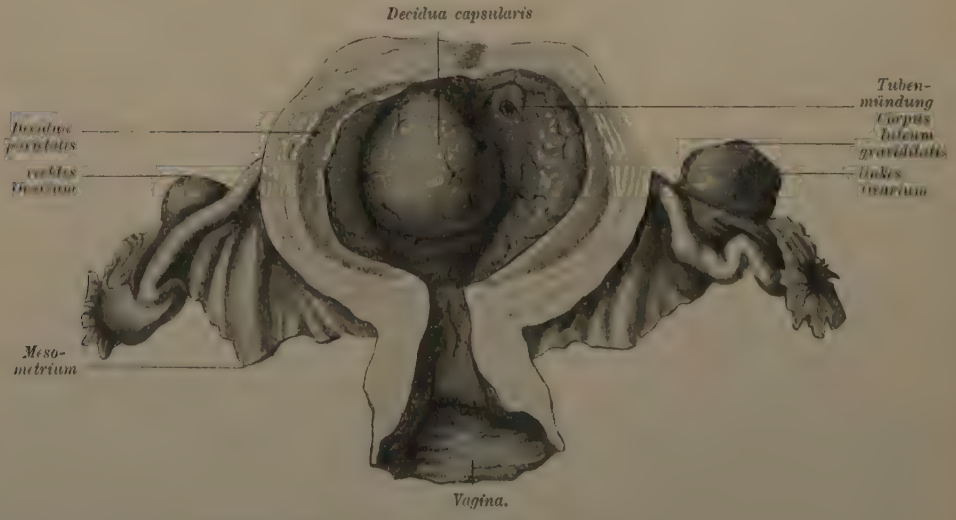



Fig. 178. Eröffneter Uterus vom 40. Tage der Schwangerschaft. Nach Coste.

keine Deciduazellen, nur ihre Drüsen vergrößern sich während der Gravidität.

In dem sechsten bis siebenten Schwangerschaftsmonate schwindet die Decidua capsularis unter Verödung ihrer Blutgefäße bei gleichzeitiger Verdünnung der D. parietalis vollkommen. Vom sechsten Monate ab bildet demnach nur die Decidua parietalis, mit Ausnahme der zur Placenta materna gewordenen Decidua basalis, eine dünne Haut um das Chorion. Nach Durchschneidung der stark verdünnten Muskelwand des Uterus und nach Durchtrennung der Decidua, des Chorion und Amnion gelangt man direkt in die Amnionhöhle (Fig. 187). (Das weitere Verhalten der Decidua siehe unter Placenta materna und bei Geburt.)

### b) Embryonalanhänge.

Die erste Entwicklung menschlicher Fruchtblasen ist unbekannt. Es bestehen über die Bildung des Embryonalschildes, der Keimblätter und Embryonalanhänge einstweilen nur Hypothesen. Immerhin beträgt die Zahl junger wohluntersuchter Fruchtblasen vom 13.—20. Tage nach der Begattung in den letzten Jahren etwa ein Dutzend. Auch der menschliche Embryo entwickelt, wie alle Amnioten, eine Nabelblase, ein Amnion und ein amniogenes Chorion, aber keine freie blasenförmige Allantois, sondern wie die Menschenaffen nur ein Allantoisrudiment. Menschliche Fruchtblasen vom 13.—17. Tage nach der Begattung messen etwa $1^1/_2$—4 mm im Durchmesser. Sie sind nicht immer kugelförmig, sondern mitunter etwas abgeflacht. Die jüngste bekannte durch Fehlgeburt erhaltene menschliche Fruchtblase vom 13.—14. Tage nach der Begattung (Fig. 179) lag in einer 1,9 : 0,95 : 1 mm weiten Implantationshöhle, die durch eine 0,1 mm weite Implantationspforte ohne Schlußkoagulum sich in die Uterushöhle öffnete.

Die Fruchtblase besteht aus einer ca. 0,63 mm im Durchmesser haltenden lockeren Mesoblastschicht ohne jede Spur einer Cölombildung. Ein Embryonalschild ist nicht erkennbar. Zwei kleine, mit Epithel bekleidete Höhlen dürfen im Hinblick auf wenig ältere Fruchtblasen als Nabelblasen- und Amnionhöhle gedeutet werden. Eine dicke Trophoblastkapsel bildet die Fruchtblasenwand. Sie besteht aus einer Basal- oder Grundschicht mit undeutlich begrenzten Zellen und zum Teil mehrfachen Kernen und einer äußeren sich stärker färbenden Syncytial- oder Deckschicht. Sie enthält vielfache Vakuolen und bildet ein unregelmäßiges Netzwerk, dessen periphere Enden entweder mit der Wand der Implantationshöhle zusammenhängen oder frei enden. Eine eigentliche Umlagerungszone durch gegenseitige Durchwachsung des Trophoblasts und der mütterlichen Gewebe ist noch nicht erkennbar.

Um das Chorion herum ist die deciduale Wand der Implantationshöhle unter fibrinoider Entartung, Coagulationsnekrose, Symplasmabildung und Blutungen zu einer Detrituszone zerfallen. Die ganze Wand der Implantationshöhle ist reichlich mit mütterlichen Leukocyten durchsetzt, die größtenteils im Zerfall begriffen, sich der Embryotrophe beimischen, vielleicht auch durch fermentative Wirkung zur Auflösung der mütterlichen Gewebe beitragen. Mütterliches Blut erfüllt die Lücken des Trophoblasts und die Uterindrüsen.

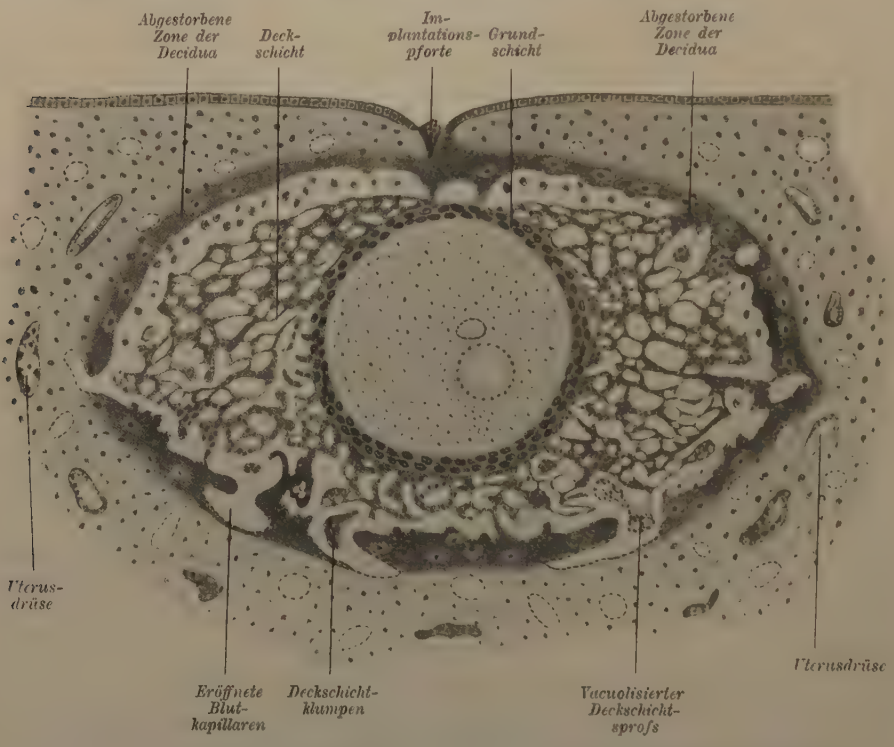



Fig. 179. Schematisierter Durchschnitt durch die etwa 13—14 Tage alte Fruchtblase. Von Bryce und Teacher. Vergr. etwa 50:1. Zum Teil mit meiner Bezeichnung.

In über vierzehn Tagen alten Fruchtblasen findet sich (Fig. 180) an Stelle des soliden Mesoblastes ein im Vergleiche zu der kleinen vom Amnion umhüllten Embryonallage auffallend großes Exocöl. Die Figur 181 zeigt, wie sich dieses höchstwahrscheinlich durch Zusammenfluß der im Mesoblast auftretenden Spalten bildet. Der schild- oder schuhsohlenförmige Embryo ruht auf einer auffallend kleinen höckerigen Nabelblase (Fig. 180 und 182). Das Chorion bildet eine im Vergleiche zu den übrigen Embryonalanhängen auffallend weite Blase mit deutlicher, vom dicken Trophoblast überzogenen Bindegewebswand (Membrana chorii).

## Allantois.

Ihre Mesoblastschicht hängt am Hinterende des Embryo mit dem Amnionmesoblast und dem Chorionmesoblast zusammen und bildet so

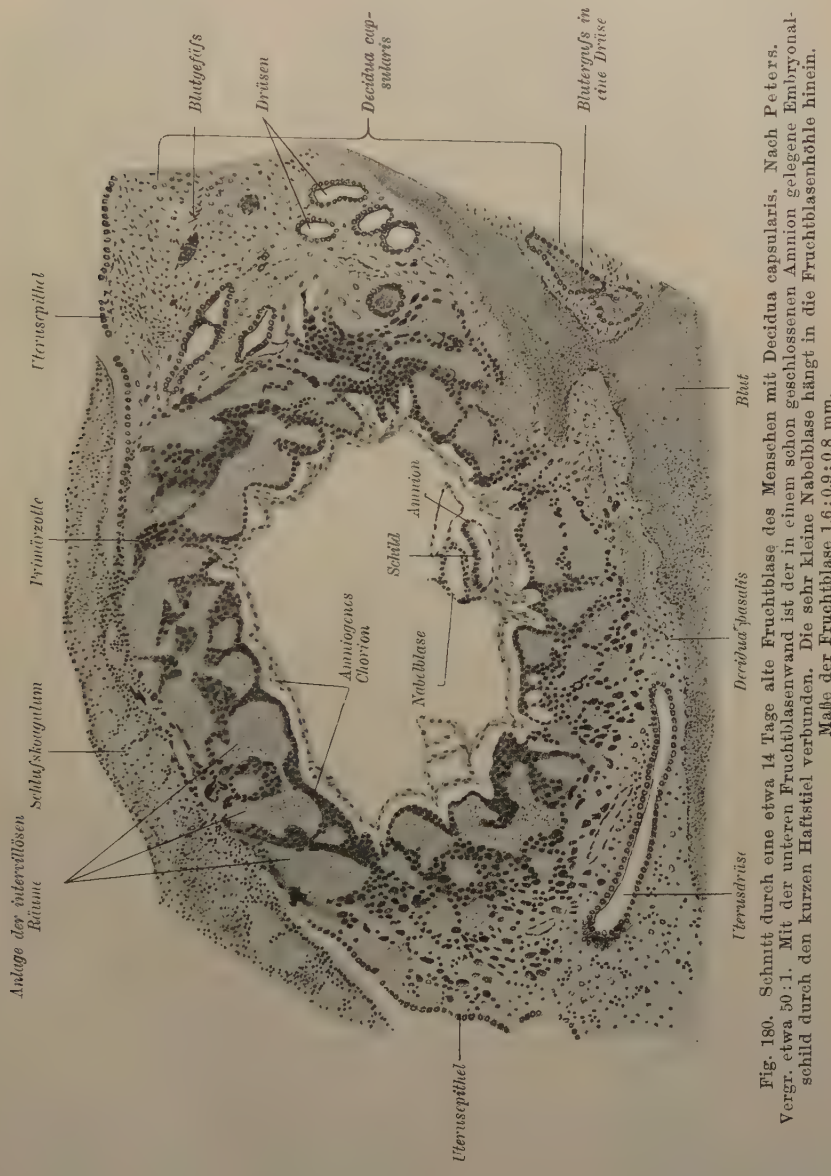



Fig. 180. Schnitt durch eine etwa 14 Tage alte Fruchtblase des Menschen mit Decidua capsularis. Nach Peters. Vergr. etwa 50:1. Mit der unteren Fruchtblasenwand ist der in einem schon geschlossenen Amnion gelegene Embryonalschild durch den kurzen Haftstiel verbunden. Die sehr kleine Nabelblase hängt in die Fruchtblasenhöhle hinein. Maße der Fruchtblase 1,6:0,9:0,8 mm.

den bindegewebigen und von den Nabelgefäßen durchzogenen Bauch- oder Haftstiel, in welchen sich der kurze blind endigende Allantoisgang einsenkt (Fig. 182 und 183 *A*). Das Allantoisrudiment des Menschen

und der Anthropoiden funktioniert nicht mehr als embryonale Harnblase, sondern seine Aufgabe besteht nur noch in der Zuleitung von Gefäßen durch den Haftstiel zum Chorion.

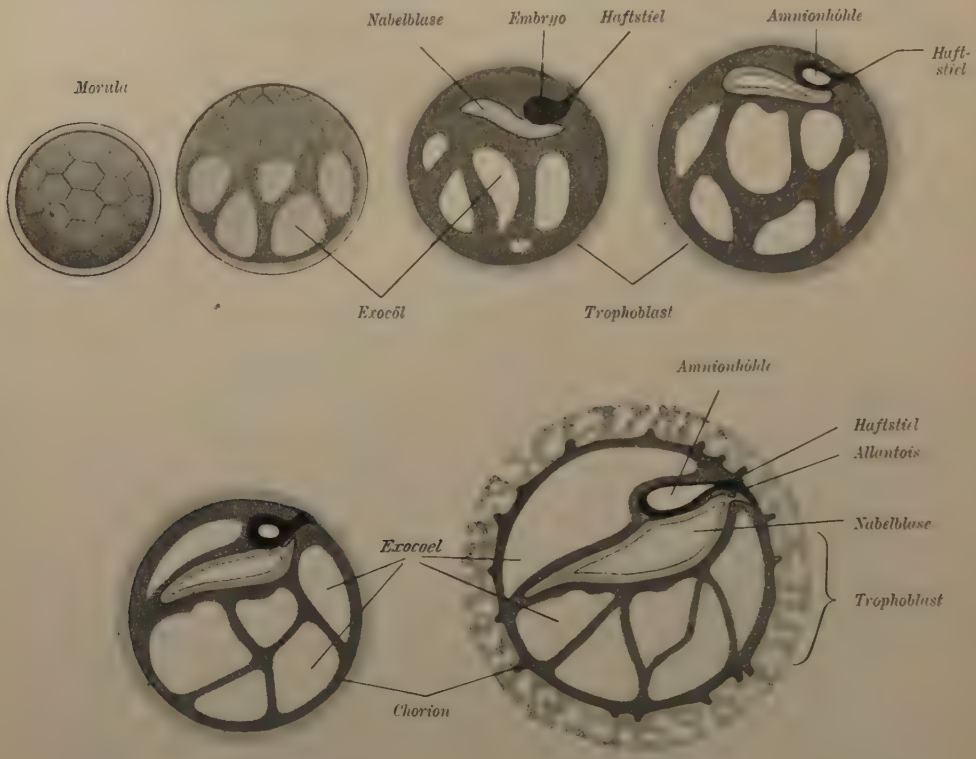



Fig. 181, 1—6. Hypothetische Schemata zur Mesoblastbildung des Menschen, nach Strahl. 1: Morula; 2—6: Bildung des Exocöls durch sich vergrößernde Lücken in dem ursprünglich soliden Mesoblast. Die Nabelblase ist anfänglich nicht rund, sondern spindelförmig.

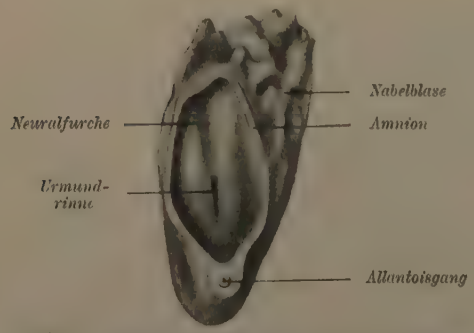



Fig. 182. Menschlicher Embryo von 18—19 Tagen. Nach Frassi. Das eröffnete Amnion gewährt Einblick auf die Rückenfläche des Embryo. Die Außenfläche der Nabelblase ist bei so jungen Embryonen nicht glatt, sondern höckerig. In dem abgeschnittenen Haftstiel sieht man den Querschnitt des Allantoisrudimentes. Vergr. etwa 20 : 1.

Die Ursache für die Entstehung des Haftstieles liegt nach der einen Hypothese in dem Ausbleiben der Trennung des Amnions vom Chorion. Hierfür spricht die in Fig. 183 *A* bei × deutliche trichterförmige Epitheleinsenkung, welche später durch zwischenwachsenden Mesoblast von einer Ausstülpung der Amnionhöhle getrennt wird. An Fruchtblasen eines Menschenaffen, des Gibbons, findet sich an derselben Stelle ein noch offener von der Chorionoberfläche in die Amnionhöhle führender, sich später schließender Amniongang. Diese Beobachtung macht die Entwicklung durch Entypie bei den

Menschenaffen und dem Menschen wahrscheinlich. Eine andere Hypothese nimmt, da bei einzelnen ganz jungen Fruchtblasen der Amniongang vermißt wurde, die Bildung eines Spaltamnions an.

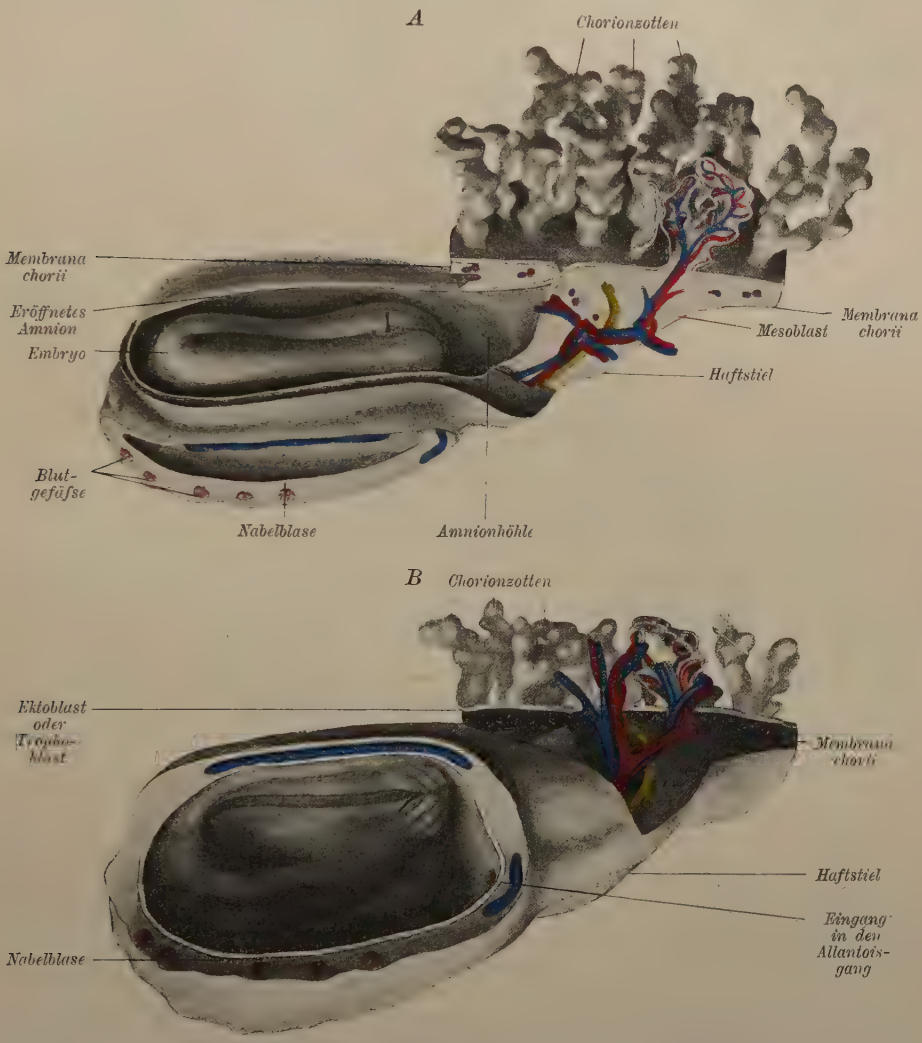



Fig. 183 *A* und *B*. Modell eines menschlichen Embryos von 1,3 mm Länge nach Eternod, Modell von F. Ziegler.
Die linke Amnion- und Nabelblasenwand ist entfernt, der Haftstiel ist der Länge nach halbiert. *A* von der linken Seite in Rückenansicht; *B* von der linken Seite in Bauchansicht.

## Nabelblase.

Die kleine Nabelblase des Menschen ist das Rudiment des Dottersackes der Tiere. Bei Embryonen aus der zweiten oder dritten Woche füllt die nun rundliche Nabelblase im Gegensatz zum Dottersacke der Tiere die Fruchtblase keineswegs aus und hängt noch mit weiter Öffnung an dem Darmnabel (Fig. 185). Sie funktioniert beim Menschen

vorübergehend, wie bei den übrigen Wirbeltieren, als erstes blutbildendes Organ. In ihrer dicken Mesoblastwand bemerkt man sehr früh schon Blutgefäßanlagen und Blut (Fig. 183 *A*).

Der zuerst hohle, später solide Nabelblasenstiel wächst zu einem langen dünnen Faden aus, an dessen peripherem Ende das etwas abgeflachte Nabelbläschen von der sechsten Woche an bis zur Geburt zwischen Chorion und Amnion gelegen, bei vorsichtiger Präparation nachzuweisen ist (Fig. 186).

### Das Amnion

zeigt (Fig. 181 und 183), bald nach seiner Bildung eine durch den Liquor amnii erfüllte Amnionhöhle und umscheidet den Embryo

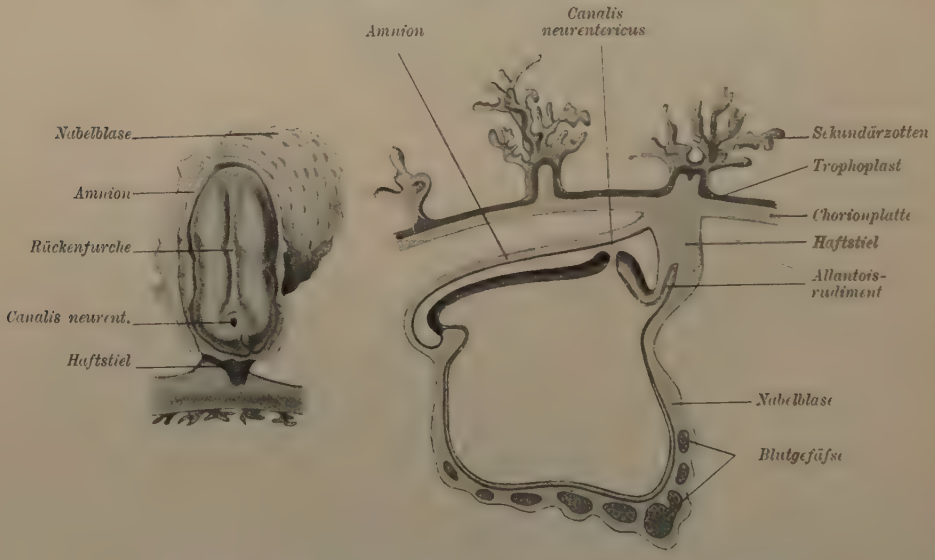



Fig. 184. Menschlicher Embryo von 2 mm Länge, nach Graf Spee.
*A* Amnion abgetragen, Embryo von der Rückenfläche; *B* Konstruktion des Medianschnittes durch den Embryo und seine Anhänge.

als weiter Sack, der sich, etwa von der sechsten Woche ab der Innenfläche des Chorions anlegt und mit ihm durch eine gallertige Zwischenschicht, das Stratum intermedium, verwächst (Fig. 186 und 187). Es ist der Rest der das Exocöl junger Fruchtblasen erfüllenden gallertigen Masse.

Das Amnion besteht aus einer äußeren dünnen Lage von Bindegewebe, welches auch den Nabelstrang umscheidet und peripher vom Hautnabel mit der Haut des Embryos zusammenhängt. Die Innenfläche des Amnions trägt eine einschichtige Epithellage, die sich im Bereiche des Nabelstrangs schichtet und im Bereiche der Placenta kleine epitheliale Amnionzotten bilden kann.

Im fünften bis sechsten Monate kann die Menge des Liquor amnii oder des Fruchtwassers bis zu 2 Liter betragen, nimmt aber gegen Ende der Schwangerschaft unter beträchtlichen individuellen Schwankungen wieder bis auf etwa 1 Liter ab. Die Amnionflüssigkeit reagiert alkalisch und enthält beim geburtsreifen Embryo 1 % fester Bestandteile. In ihr sind Eiweiß, Harnstoff und Traubenzucker nachgewiesen. Der Embryo schwimmt, an der Nabelschnur hängend, frei beweglich in der Amnionflüssigkeit.

Fruchtwassermangel kann Verwachsungen der embryonalen Körperoberfläche mit der Amnioninnenfläche veranlassen, die je frühzeitiger um so größere Verzerrungen

Fig. 185. Eröffnete Fruchtblase von 15—16 Tagen nach Coste.

und Deformationen des Embryos bedingen und als amniotische Fäden mit bindegewebiger Achse zur Abschnürung von Fingern und Zehen, ja ganzer Extremitäten führen können. Da der Embryo erst gegen Ende der Schwangerschaft Harn entleert, so kann das Fruchtwasser nicht von dessen Nieren abgesondert sein. Es ist vielmehr als ein Sekret des Amnionepithels anzusehen, das aber im Gegensatze zur Amnionflüssigkeit der Oviparen auch durch die Beschaffenheit des mütterlichen Blutes beeinflußt werden kann. Wenn die Amnionflüssigkeit unter abnormen Verhältnissen weit über das Normale und sogar bis zu 8—10 Liter steigt, so spricht man von einem Hydramnion (ὕδωρ = Wasser).

## Chorion und Placenta fetalis.

Die Schwierigkeit der Beschaffung einer fortlaufenden Reihe normaler gut erhaltener Entwicklungsstadien der Placenta, deren nicht

Fig. 186. Eröffnete Fruchtblase von etwa sechs Wochen. Embryonallänge 1,4 cm. Vergr. nicht ganz 2:1.

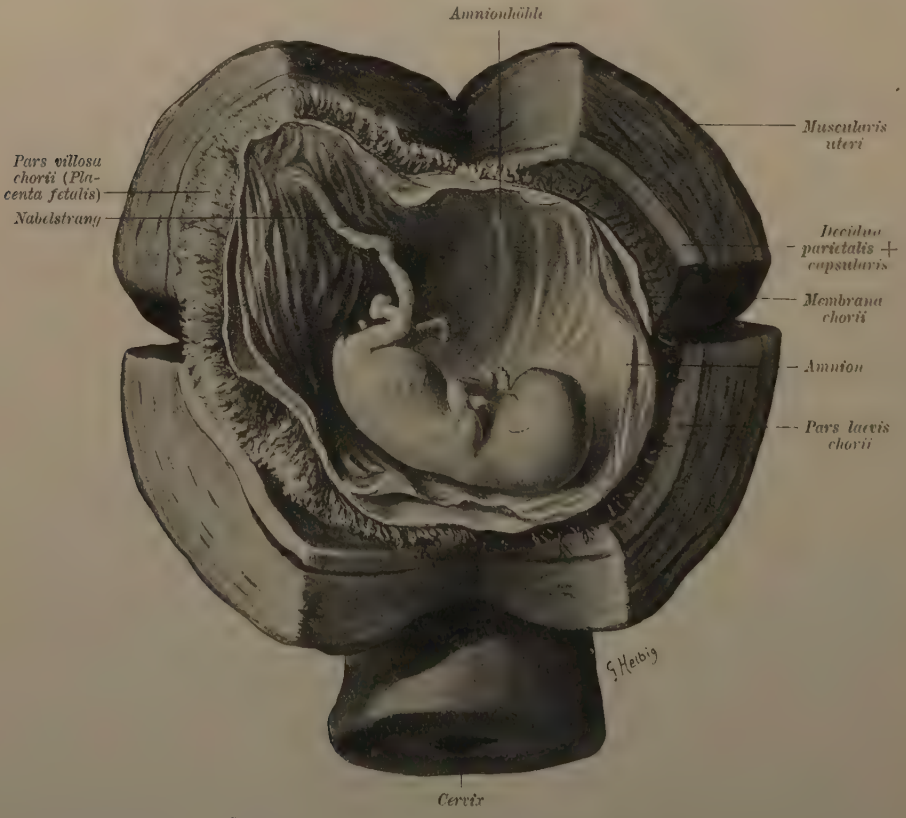



Fig. 187. Eröffneter Uterus vom dritten Monat. Embryonallänge 3,5 cm. Natürliche Größe.

ganz leichte technische Verarbeitung und die Vieldeutigkeit der Schnittbilder erklären die in der Darstellung der Placentarentwicklung und -anatomie vorhandenen Widersprüche. Ich beschränke mich, zum Teil auf Grund eigener Untersuchungen, auf die Erörterung der wichtigsten Fragen und schildere zuerst die Entwicklung der Placenta fetalis sowie der Placenta materna und dann die aus beiden bestehende fertige Placenta.

Die Chorionoberfläche der in Fig. 180 abgebildeten, etwa 14 Tage alten Fruchtblase trägt eine dicke Trophoblastschale, welche einzelne kurze und plumpe Epithelzöttchen, die Primärzotten, bildet.

Die Primärzotten werden durch Einwachsen einer bindegewebigen Achse von der Membrana chorii aus zu Sekundär- und diese nach Vaskularisierung ihres Bindegewebsgerüstes von der Allantois her, etwa vom 17. Tage ab, zu Tertiär- oder Gefäßzotten. Während die Zotten länger werden und der Trophoblastbelag auf dem Chorion ein gleichmäßiger wird, scheiden sich die Zotten immer klarer von den zwischen ihnen gelegenen Zwischenzottenräumen oder den intervillösen Räumen, von denen noch bei Schilderung der Placenta materna die Rede sein wird. In diesen flottieren die Zotten entweder als freie Zotten oder sie verbinden als Haftzotten die Fruchtblase mit der Wand der intervillösen Räume.

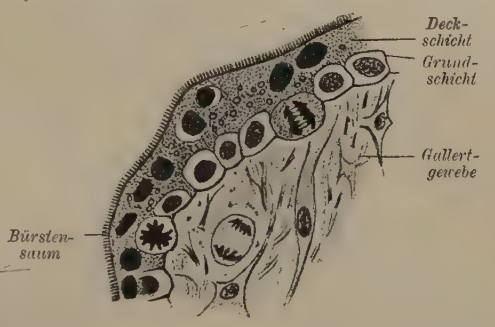



Fig. 188. Teil eines Querschnittes einer Chorionzotte von einer 17 Tage alten Fruchtblase des Menschen. In der Deckschicht Fetttröpfchen. Vergr. etwa 350 : 1.

Der Trophoblast sondert sich in die Grund- oder Zellschicht (Langhanssche Schicht) und in die Deckschicht, das Plasmodium oder Syncytium. An ganz jungen Fruchtblasen werden Übergänge der Grundschicht in die Deckschicht beschrieben. An sehr jungen Fruchtblasen sind beide kaum zu unterscheiden. Die Zellen der Grundschicht sind scharf begrenzt, kugel- oder tonnenförmig mit hellem Körper und mit zum Teil in Mitose befindlichen Kernen. In jüngeren Fruchtblasen enthalten sie Glykogen. Die Deckschicht besteht dagegen aus einer ungleich dicken, sich stark färbenden Plasmamasse ohne Zellgrenzen mit kleineren, sich ebenfalls stark färbenden Kernen ohne Mitosen. Die Deckschicht paßt sich unter direkter Kernteilung der wachsenden Oberfläche der Fruchtblase an und bildet außerdem noch Verdickungen an den Zotten, Proliferationsknospen (siehe Fig. 190). Sind sie gestielt, so können ihre Stiele abreißen, oder sie werden beim Schneiden abgekappt und sind dann überflüssigerweise als „syncytiale Riesen-

zellen“ beschrieben worden. Die Proliferationsknospen zeigen mitunter durch zahlreiche größere oder kleinere Vakuolen einen eigentümlichen schaumigen Bau. An der Peripherie verdichtet sich das Plasma der Deckschicht zu einem homogenen Grenzsaum, dessen freie Fläche einen aus sehr hinfälligen feinen Stäbchen bestehenden Bürstenbesatz trägt (Fig. 188).

Die Grund- und Deckschicht ist meiner Meinung nach ein nach Bedarf mehr oder weniger scharf differenziertes,

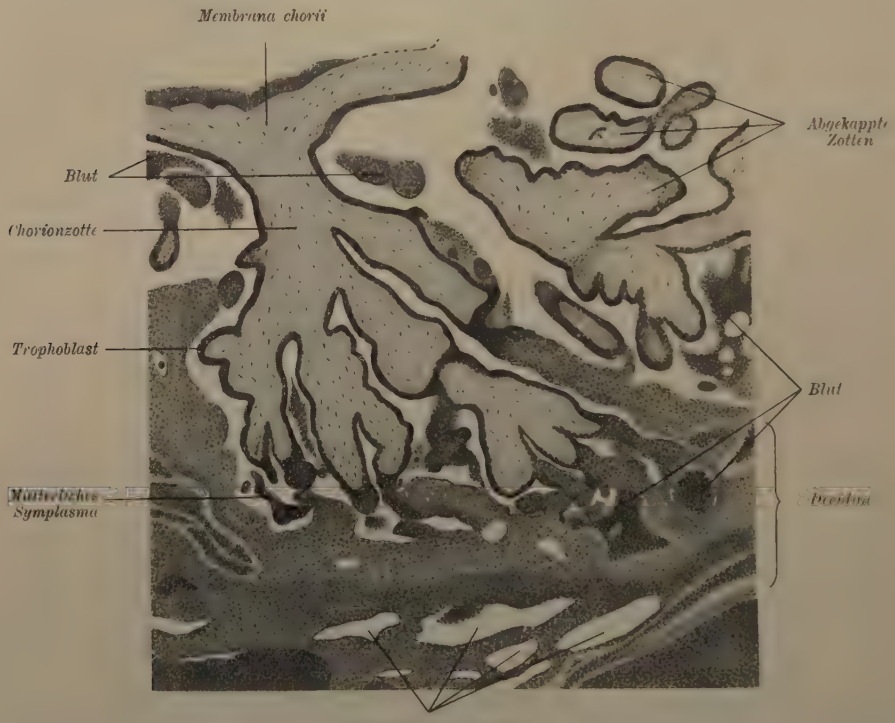



Abb. 189. Senkrechter Schnitt durch Chorion und Decidua einer 17 Tage alten menschlichen Fruchtblase.

aber in den ersten Monaten der Schwangerschaft einheitliches, aus dem Trophoblasten hervorgegangenes anatomisches und physiologisches Ganzes.

Die Deckschicht wirkt histolytisch; sie löst die mütterlichen Gewebe, mögen sie nun vorher in mütterliches Symplasma umgewandelt sein oder nicht, das Blut in den mütterlichen Hämorrhagieen und den Detritus auf. Beide Schichten sind mit der Aufnahme und Verarbeitung der ihnen durch die zerfallenden mütterlichen Gewebe und Blut gebotenen Nährstoffe sowie

mit der Ausscheidung der Stoffwechselprodukte der Fruchtblase und des Embryos betraut.

Im Gegensatze zu dieser jetzt fast allgemein vertretenen Anschauung leiten vereinzelte Autoren die Deckschicht von maternen Geweben ab. Zuerst wurde ihre Entstehung aus dem Uterusepithel behauptet. Diese Meinung ist, da sich die Deckschicht auch bei Ovarialschwangerschaften findet, verlassen. Nun soll die Deckschicht durch das gequollene Endothel der Decidualgefäße geliefert werden. Dagegen spricht einmal der Bürstenbesatz an der freien Fläche der Deckschicht und der weitere Umstand, daß das Endothel der Decidualgefäße in mütterliches Symplasma umgewandelt und durch die Deckschicht aufgelöst wird. Man sieht mitunter sehr deutlich die Deckschicht der Zottenspitzen die Gefäßwände durchbrechen und in den Blutgefäßen das gequollene und sich ablösende und zu Grunde gehende Endothel, das also nicht die Deckschichte bilden kann.

Die Deckschicht des Trophoblasts enthält als sichtbaren Ausdruck der Verarbeitung zerfallender mütterlicher Gewebe stets kleine Fetttröpfchen, deren weiterer Weg durch die bindegewebige Zottenachse ebenso nachgewiesen ist, wie der des aus mütterlichen Blutergüssen aufgenommenen Eisens. Schwieriger ist der Nachweis der Aufnahme der durch die Embryotrophe gelieferten Eiweißkörper. Da diese aber schwer oder gar nicht diffundieren, so können sie nur nach zellulärer Verarbeitung der Embryotrophe durch den Trophoblast und nicht einfach durch „Osmose“ dem Embryo zugeführt werden.

Mit Ausnahme der zur scheibenförmigen Placenta fetalis umgebildeten Region des Chorions bilden sich später die Gefäßzotten zurück oder verkümmern. Man hat sehr bald nach Ausbildung der Gefäßzotten (etwa am 17.—20. Tag der Schwangerschaft) eine zottenärmere mehr glatte Pars laevis chorii von der Pars frondosa oder villosa chorii zu unterscheiden, deren Zotten, immer weiter heranwachsend, sich verästeln und in ihrer Gesamtheit die Placenta fetalis bilden (Fig. 187 und 194).

Der ausgebildete Blutgefäßapparat einer Gefäßzotte besteht aus den letzten Verzweigungen der in der Membrana chorii sich verästelnden Nabelarterien. Diese lösen sich in den Zotten in Kapillarschlingen auf welche bis dicht unter den Trophoblast vorgeschoben sind. Aus ihnen entspringen die Venen, welche das Blut durch die in der Membrana chorii verlaufenden gröberen Stämme in die Nabelvene entleeren (Fig. 191).

Die Lymphgefäße der Zotten münden in die etwa bis zur 7. Woche leicht nachweisbaren, später schwindenden Lymphgefäßplexus der Membrana chorii. Gegen den Trophoblast finde ich das gallertige Zottenbindegewebe durch eine sehr feine Membrana limitans begrenzt.

Zwischen der gesamten Oberfläche des Trophoblasts und der Decidualkapsel befindet sich bei jungen Fruchtblasen die aus dem

Zerfall des Decidua capsularis gebildete Detrituszone, in welche die Chorionzotten eintauchen. Peripher von der Detrituszone liegt die Umlagerungszone, in deren Bereich die Deciduagrenze durch die einwachsenden Chorionzotten verdrängt wird und unter Bildung der intervillösen Räume Umlagerungen erfährt. Die Gesamtheit der intervillösen Räume bildet einen Blutsee um die junge Fruchtblase (Fig. 179 und 180), der einerseits vom Trophoblast, andererseits von der Decidua begrenzt, an Weite zunimmt. Die Bildung der intervillösen

Fig. 190. Schnitt durch die Chorionzotten und Decidua einer menschlichen Fruchtblase von 4 Wochen.

Räume wird noch sehr verschieden aufgefaßt. Nach meiner Erfahrung entstehen sie durch Zerreißung und Eröffnung strotzend gefüllter Decidualgefäße infolge der histolytischen Wirkung des Trophoblasts. Durch die an Zahl und Größe zunehmenden Chorionzotten werden immer neue Decidualgefäße eröffnet und eingeschmolzen und damit die intervillösen Räume vergrößert. Ich betrachte die intervillösen Räume als im Decidualgewebe entstehende und schließlich miteinander kommunizierende Bluträume, in welche die Arterien ihr

Blut direkt, ohne zwischenliegende Kapillaren ergießen, und aus denen das Blut direkt in die Anfänge der Uterusvenen eintritt.

In der Decidua basalis fließen die vereinigten intervillösen Räume schließlich (Fig. 194) zum Placentarraum zusammen, während sich die Chorionzotten unter zunehmender Verästelung immer weiter ausbilden.

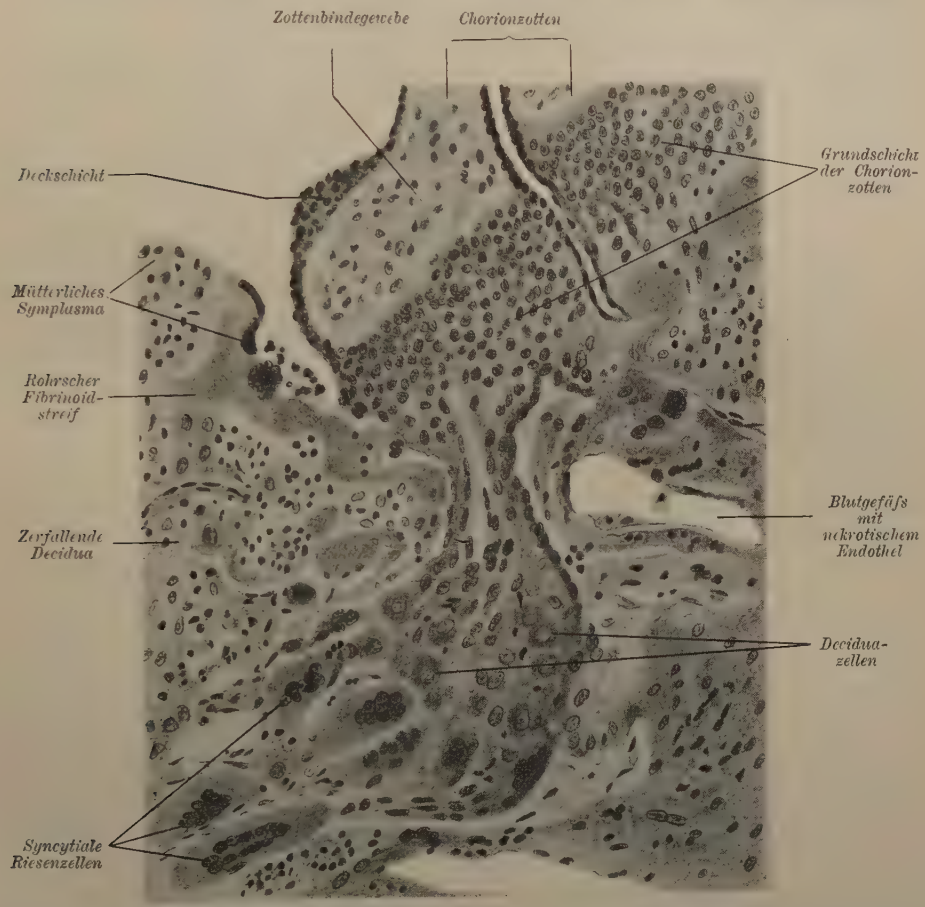



Fig. 191. Schnitt durch eine Chorionzotte und Decidua basalis einer menschlichen Fruchtblase vom Ende des dritten Monats. Man sieht eine in die Decidua basalis einwachsende und deren zerfallendes Gewebe zerstörende Zotte, vor deren Ende syncytiale Riesenzellen = abgeschnürte Teile der Deckschicht, liegen, Vergr. etwa 250 : 1.

Im Bereiche der Pars laevis chorii bilden sich die Chorionzotten und die Deckschichte des Trophoblast vom dritten Monate ab, zurück. Auf den spärlichen Zottenresten erhält sich meist nur die Deckschicht. An vielen Stellen der Zottenoberfläche fehlt sie schließlich gänzlich. Damit sistiert auch die weitere Ausbildung der intervillösen Räume in diesem Bereiche da keine Decidua mehr durch die Chorionzotten zerstört wird. Im Gebiete der Decidua basalis dagegen dauert die

Wucherung und die Ausbildung der Zotten fort und führt zu weiteren ausgedehnten Einschmelzungen.

Die

### Placenta materna

entwickelt sich aus der Decidua basalis unter Einbeziehung der angrenzenden Teile der Decidua marginalis (Fig. 194) und erhält verhältnismäßig früh ihre bleibende Form. In ihrem Bereiche werden die zuerst erweiterten, mit Sekret und mütterlichem Blut erfüllten, von gequollenem Epithel ausgekleideten Uterusdrüsen durch die Decidualzellen komprimiert und durch die Chorionzotten abgefressen. Basalwärts gehen die zwischen ihnen gelegenen Decidualzellen in die Zellen des Bindegewebes zwischen den Drüsen über.

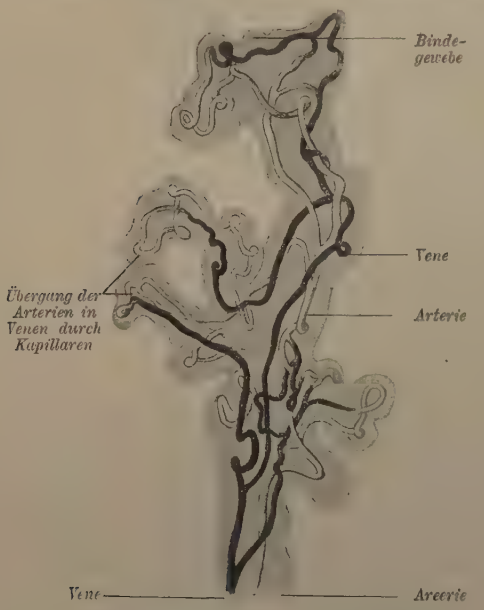



Fig. 192. Injektionspräparat einer Gefäßzotte des Chorion. Trophoblast abgepinselt, Zottenbindegewebe durch grauen Ton markiert. Halbschematisch. Vergr. etwa 30:1.

Die Placenta materna hat bis etwa zum fünften Monat die Gestalt eines flachen Napfes. Später gleicht sie einem runden Kuchen (Placenta discoidea) und mißt bei völliger Ausbildung 3—4 cm in der Dicke, 15—20 cm im Flächendurchmesser. Sie wiegt etwas über 500 g. Ihre dem Embryo zugekehrte Amnionfläche (Fig. 193 *A*) ist von dem Amnion überkleidet und glatt. Sie trägt die Verzweigungen der Nabelgefäße. Die Uterusfläche ist an der ausgestoßenen Placenta durch tiefe Furchen gelappt, blutig und rauh. Jeder Lappen enthält einen von der Placenta materna überzogenen Büschel von Chorionzotten, eine Cotyledo, deren Zotten nach Entfernung des mütterliches Placentargewebes sichtbar werden (Fig. 193 *B*). Das ganze Organ umscheidet große und zahlreiche Bluträume.

Ein Querschnitt zeigt, wie Chorionzotten der fetalen Placenta in den sich vergrößernden intervillösen Räumen entweder als freie Zotten flottieren oder als Haftzotten sich an deren Wand vermittelst der Zellsäulen festheften. Es sind das Wucherungen der Grundschicht des Trophoblasts, die sich mit der Wand der intervillösen Räume verbinden (Fig. 191). Eine wechselnd breite Fibrinoidschicht,

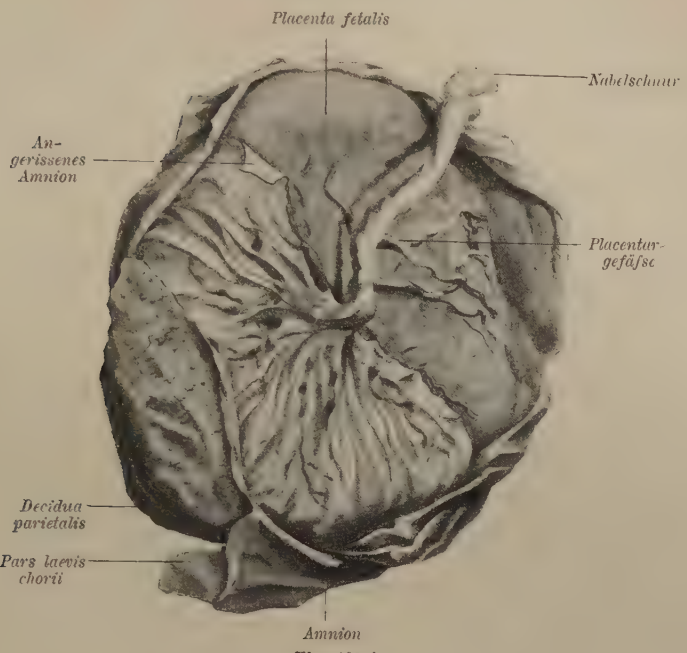



Fig. 193 *A*.

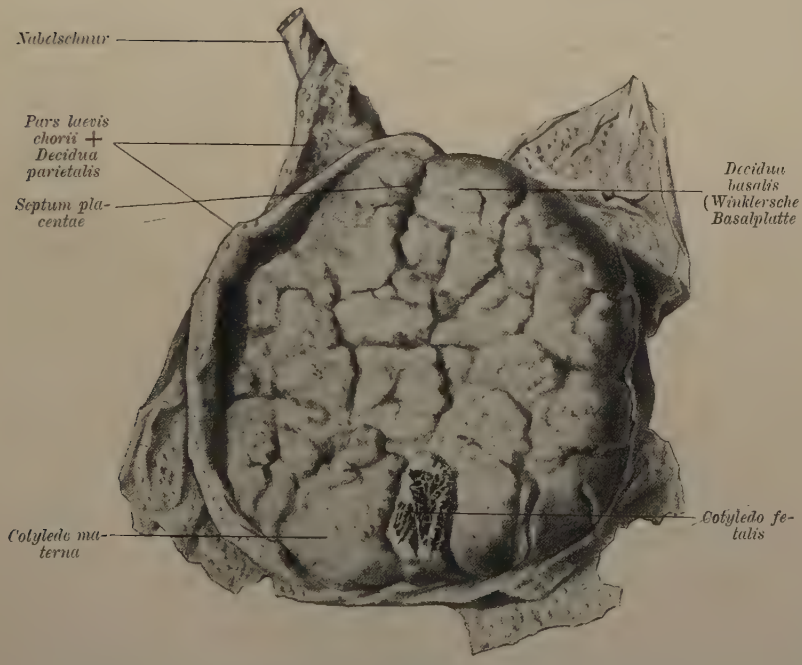



Fig. 193 *B*.

**Fig. 193.** Reife menschliche Placenta, etwa auf 1/3 verkleinert.
*A* von der Amnionfläche.
*B* von der Uterusfläche.

ein Zerfallsprodukt der decidualen Gewebe, begrenzt im Schnitte die Placenta materna gegen die intervillösen Räume (Rohrscher Streifen). Tiefer in der Decidua liegt der Nitabuchsche und dicht unter der Chorionplatte in der zweiten Hälfte der Gravidität der Langhanssche Fibrinoidstreifen und „kanalisiertes" Fibrinoid (Fig. 190 und 191).

Die basale Grenze der Placenta materna markiert die im Gebiete der spongiösen Schicht der Decidua gelegene Trennungslinie (siehe Fig. 194). Hier löst sich bei der Geburt die mit der Placenta fetalis ausgestoßene Pars caduca der Placenta materna unter Zerreißung der dünnen Drüsenkammerwände von der Pars non caduca, welche im Uterus verbleibt, ab. Der Boden der intervillösen Räume besteht aus der Winklerschen Basalplatte, einer bis 1 cm dicken Decidualschicht, welche die Chorionzotten bei der Betrachtung der ausgestoßenen Placenta von der Uterusfläche her dem Blicke entzieht (Fig. 193 und 194). Die Basalplatte geht am Placentarrand in die Decidua parietalis über. Den auf der Uterusfläche auffallenden tiefen Furchen entsprechen im Inneren der Placenta bindegewebige, bei dem Abbau der Decidua basalis stehengebliebene Placentarsepten, welche je einen intervillosen Raum mit den zugehörigen Zottenbüscheln einer Cotyledo begrenzen. Die Placentarsepten bedingen den fächerigen Bau der Placenta materna. Jedes Fach enthält eine Cotyledo und wird durch die Membrana Chorii wie durch einen Deckel verschlossen (Fig. 194). Die Kanten der Placentarsepten erreichen in der Mitte der Placenta die äußere Chorionfläche nicht. Am Rand der Placenta findet sich eine aus dem degenerierten Epithel der Chorionplatte hervorgegangene peripher in den Epithelbelag des Pars laevis des Chorions übergehende, von atrophischen Zottenbüscheln durchbohrte Haut, die Winklersche oder subchoriale Schlußplatte. Sie liegt zwischen dem Langhansschen Fibrinstreifen und dem Chorionbindegewebe.

In der Basalplatte und in den Septen, mitunter auch in der Spongiosa in der Nähe der Gefäße bemerkt man vom dritten Monat ab große vielkernige Plasmaklumpen, die nach ihrer Bedeutung noch strittigen Riesenzellen. Ein Teil derselben stammt sicher von der Deckschicht des Trophoblasts ab, ein anderer ist wahrscheinlich mütterliches Symplasma.

Die Arterien des Uterus verlieren, nachdem sie die Spongiosa und Basalplatte passiert haben, ihre Muscularis und besitzen dann als arterielle Uteroplacentargefäße nur noch eine Wand aus Endothel. Sie verlaufen korkzieherartig gewunden in den Placentarsepten und eröffnen sich, ohne in Kapillaren überzugehen, in die intervillösen Räume (Fig. 194), aus denen die Anfänge der Uteroplacentar-

venen in Gestalt siebförmiger Öffnungen das Blut abführen. Um jede Cotyledo besteht ein eigener Kreislauf.

Die Gesamtheit der intervillösen Räume bezeichnet man zusammenfassend als Placentarraum. Am Placentarande findet sich der mit intervillösen Räumen und den Venen der Muscularis uteri anastomo-

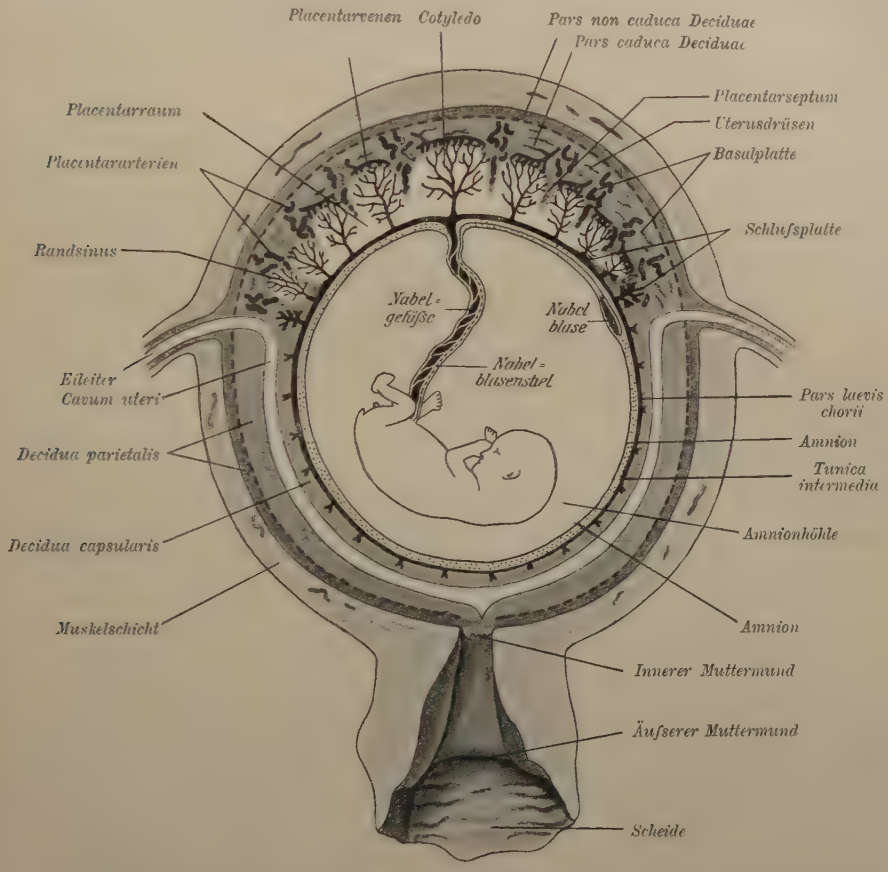



**Fig. 194. Schema der Decidua- und Placentarbildung an einem frontal durchschnittenen etwa acht Wochen schwangeren Uterus. Die Trennungslinie der Placenta und des Decidualsackes ist zwischen pars caduca und non caduca der Decidua punktiert.**

sierende, oft nur streckenweise gut entwickelte Randsinus der Placenta.

Das mütterliche Blut zirkuliert also nicht nur während der ersten Entwicklung der Placenta, sondern bis zur Geburt in Räumen, welche zum großen Teil von dem Trophoblast (siehe in Fig. 189 die scharfe, den Trophoblast markierende Linie) und nur gegen die mütterliche Seite hin von Decidua oder von dem Endothel der eröffneten Arterien und Venen bekleidet sind. Selbstverständlich ist die Blutzirkulation

im Placentarraume der enormen Erweiterung der Gefäßbahn wegen eine sehr verlangsamte und unregelmäßige. Wenn den fetalen Zotten in den intervillösen Räumen genügendes Ernährungsmaterial für den Embryo zur Verfügung steht, läßt der anfangs so energische Abbau des mütterlichen Gewebes allmählich nach. An Stelle der Embryonalernährung durch die aus mütterlichen Geweben bestehende Embryotrophe tritt mehr und mehr die Ernährung durch das mütterliche Blut der intervillösen Räume, die Ernährung durch Hämotrophe (*αἷμα* = Blut, *τροφή* = Nahrung).

Das Dickenwachstum der Placenta beruht im wesentlichen auf dem Längenwachstum der Zotten unter zunehmender Entfernung der Chorionplatte von der Basalplatte durch Vergrößerung des intervillösen Raumes. Das Flächenwachstum, am stärksten im vierten Monat, geschieht im wesentlichen unter Einbeziehung oder „Aufspaltung" der Decidua marginalis.

## Die Nabelschnur (Funiculus umbilicalis)

verbindet als spiralig von links nach rechts gewundener Strang von etwa 12 mm Dicke und 50—60 cm Länge den Embryo mit der Placenta. Die Ursachen dieser Spiraldrehungen sind nicht mit Sicherheit festgestellt. Die an der Nabelschnur mitunter auffallenden Knoten sind entweder durch besonders starkes Hervorragen der Nabelgefäße und Anhäufungen der Bindesubstanz (falsche Knoten) oder durch wirkliche Verschlingungen bedingt (wahre Knoten).

Die Nabelschnur beginnt am Hautnabel und inseriert gewöhnlich im Zentrum der Amnionfläche der Placenta (zentrale Insertion), oder ausnahmsweise am Rande (Insertio marginalis). In seltenen Fällen kann sie auch in wechselnder Entfernung von dem Placentarrande an den Fruchthüllen selbst (Insertio velamentosa) enden und von da aus die Nabelgefäße zur Placenta entsenden.

Die Nabelschnur der geburtsreifen Frucht besteht

1. aus der Amnionscheide, die am Hautnabel beginnt und in den Amnionüberzug der Placenta übergeht. Die Außenfläche der Amnionscheide trägt ein geschichtetes Epithel.

2. Die Nabelgefäße leiten als zwei starke Arteriae umbilicales das venöse Blut aus dem Embryo in die Placenta fetalis und in die Chorionzotten. Die beiden spiralig gewundenen Nabelarterien verbinden sich nahe der Placenta durch eine Queranastomose. Ihre dicke muskulöse Wand besitzt große Kontraktilität und wird von bedeutendem Einfluß auf den fetalen Placentarkreislauf. Zwei Nabelvenen, deren rechte sich aber schon gegen Ende des ersten Monats zurückbildet, leiten das in der Placenta arteriell gewordene Blut zum Embryo zurück.

3. Der Nabelblasen- oder Dottergang besteht am Ende der Schwangerschaft nur noch als feiner solider Faden mit den ausnahmsweise noch vorhandenen kümmerlichen Resten der Nabelblasengefäße. Ebenso findet man

4. die Reste des Allantoiskanals nur in Form eines soliden Epithelfadens, der endlich in reihenweise angeordnete kleine Epithelzellenklümpchen zerfällt.

5. Diese Bestandteile der Nabelschnur werden durch Gallertgewebe oder die Whartonsche Sulze miteinander verbunden.

Die in bezug auf Sitz und Form der menschlichen Placenta nicht allzu selten vorkommenden Abweichungen werden als ins Gebiet der Geburtshilfe gehörig hier nicht erörtert.

Der im Fruchtwasser bewegliche Embryo kann durch eine Schlinge der Nabelschnur durchschlüpfen und so einen wahren Knoten schürzen. Bleibt er mit dem Halse oder mit einer Extremität in der zugezogenen Nabelstrangschlinge hängen, so kann es zu Ein- und Abschnürungen des Halses oder der Extremitäten kommen (Selbstamputation).

## Verhalten der Embryonalhüllen während und nach der Geburt.

Am Ende der Gravidität wird die Funktion der Placenta durch Schwund der Grund- und Deckschicht, Degeneration der Zotten und Fibrinoidentartung immer unzureichender. Sie wirkt jetzt wie eine Art Fremdkörper auf den Uterus. Es treten mit Schmerzen verbundene krampfhafte Uteruskontraktionen, die Wehen, auf, welche die mit Fruchtwasser gefüllte Fruchtblase durch den Muttermund hervorpressen und schließlich sprengen. Nun fließt infolge des „Blasensprungs“ das Fruchtwasser durch die Geburtswege, welche es benetzt und schlüpfrig macht, ab. Durch Verstärkung der Wehen wird die Frucht durch den Fruchtblasenriß und durch die Scheide ausgestoßen, während die Placenta und die Embryonalanhänge noch einige Zeit in der Uterushöhle zurückbleiben. Nach der Geburt wird die Nabelschnur in einiger Entfernung von dem Hautnabel unterbunden und peripher von der Unterbindungsstelle durchtrennt. Unter fortgesetzten Wehen werden endlich die Fruchtanhänge und die Placenta im Bereiche der Trennungslinie von der Innenfläche des Uterus abgelöst und ebenfalls durch die Scheide entleert.

Die Embryonal- oder Fruchthüllen (Chorion, Amnion, sowie Decidua parietalis und basalis) mit der Placenta uterina und fetalis werden zusammen als Nachgeburt, Secundinae, bezeichnet.

Ausnahmsweise sprengen die Wehen die Fruchtblase nicht, sondern stoßen sie in toto mit Kind und Placenta aus. Die Fruchtblase und ihre Decidualhülle müssen dann, zur Entnahme der Frucht nachträglich eröffnet werden („Glückshaube“ der Hebammen).

Eine mehr oder weniger bedeutende Blutung begleitet die Lösung der Decidua, sowie die Ausstoßung der Nachgeburt. Die ganze Uterusschleimhaut bildet nun eine große Wundfläche, von welcher noch mehrere Tage nach der Geburt Reste der zurückgebliebenen Spongiosa sich abstoßen. Der Ersatz der im Bereiche dieser Wundfläche abgestossenen Gewebe geschieht durch das Bindegewebe der Uterusschleimhaut und die Epithelien der zurückbleibenden, der Uterusmuskulatur aufsitzenden tiefen Drüsenschicht.

Die während der Gravidität teils durch Vermehrung, teils durch Vergrößerung der Muskelfasern auf etwa das Vierundzwanzigfache herangewachsene Uterusmuskulatur bildet sich durch Verkleinerung und teilweise Auflösung von Muskelzellen wieder zurück.

# V. Die Entwicklung der Organe und Systeme.

Die meisten fertigen Organe bestehen nicht nur aus den Abkömmlingen eines Keimblattes allein, sondern aus Geweben, die von zwei oder von allen drei Keimblättern geliefert werden.

Die übliche Einteilung der Organe und Systeme nach Keimblättern berücksichtigt aber mit Recht nur jenes Keimblatt, welches das für ein Organ funktionell und formell eigentümliche Gewebe liefert ohne Rücksicht auf die bei nahezu allen Organen vorhandenen bindegewebigen Hüllen und Grundlagen, sowie auf deren Gefäße und Nerven.

So beteiligen sich beispielsweise an dem Aufbau der Haut das von dem äußeren Keimblatt gelieferte Epidermisblatt, welches die Epithelien der Epidermis und ihrer Anhangsbildungen sowie der Hautdrüsen und Sinnesorgane liefert, während das mesoblastische Cutisblatt mit seinen Blutgefäßen und Nerven bei der Leistung der Haut als Schutz-, Absonderungs- und Sinnesorgan an Bedeutung zurücktritt. Man wird also die Entwicklung der Haut, ihrer Sinnes- und Absonderungsorgane unter die Abkömmlinge des äußeren Keimblattes und nicht unter die des mittleren einreihen. Ebenso wird das Nervensystem den aus dem Ektoblast entstehenden Systemen zugeteilt, obgleich es durch mesoblastische Bindesubstanz umscheidet, gestützt und durch Blutgefäße ernährt wird. Das eigentümliche Gewebe der Skeletmuskulatur ist die quergestreifte Muskelfaser. Sie entstammt den mesoblastischen Myomeren. Der Muskel wird aus diesem Grunde bei den Organen des Mittelblattes zu besprechen sein, nicht aber deswegen, weil an seiner Umhüllung und Ernährung auch Bindegewebe und Blutgefäße, die ebenfalls dem Mesoblast entstammen, teilnehmen.

## A. Organe und Systeme des Ektoblast.

### I. Entwicklung der Haut und ihrer Anhänge.

Zur Bildung des Integumentum commune verbinden sich das ektoblastische Epidermisblatt und das dem parietalen Mesoblast entstammende Cutisblatt der Urwirbel und der Seitenplatten. Das Epidermisblatt ist das Primitivorgan, welches die Epithelschicht der Haut, also die Epidermis mit allen ihren Anhangsbildungen (Schuppen, Federn, Haaren, Stacheln, Krallen, Hufen, Klauen, Nägeln und nach der Geburt auch den Scheiden der Hornzapfen), sowie die Epithelien der verschiedenen Hautdrüsen und die Neuroepithelien, die wesentlichsten Bestandteile der Sinnesorgane, liefert.

## 1. Cutis und Epidermis.

### Die Cutis.

Die Cutisplatte der Urwirbel bildet sich aus dem sekundären Mesenchym in die fibrilläre Lederhaut oder in die Cutis um. Sie zeigt in ihrer ersten Anlage vorübergehend durch zwischen zwei Urwirbeln sich einsenkende quere Epidermisleisten Andeutungen eines metameren Baues (Dermatome, δέρμα = Haut, τομός = Abschnitt). Jedes Dermatom enthält einen segmentalen Spinalnervenast. Als Matrix der Epidermis übernimmt die gefäß- und nervenreiche Cutis die Ernährung und Innervation der Epidermis, der Hautdrüsen und der Anhangsbildungen der Haut.

Sie entwickelt ferner aus sich glatte Muskulatur (Haarbalgdrüsenmuskeln, Tunica dartos des Hodensackes, Muskulatur der Brustwarzen, der Zitzen und des Dammes). Die in die Haut der Lippen und des Rückens ausstrahlenden willkürlichen Muskeln entstammen Myotomen und wachsen nachträglich in die Cutis ein. Erst im sechsten Monate scheidet sich bei menschlichen Embryonen die bindegewebige Cutisanlage in die eigentliche Lederhaut und in das die fetalen Fettläppchen enthaltende Unterhautbindegewebe. Die Cutispapillen treten auf den Cutisleistchen nach dem sechsten Monate auf. Das Hauptpigment liegt zum Teil in den Bindegewebszellen der Cutis, zum Teil in Epidermiszellen. In diesen wird es entweder selbständig gebildet oder ihnen durch pigmentierte Wanderzellen der Cutis zugeführt.

Durch Einstülpung tritt die Haut in innige Beziehungen zu den angrenzenden Schleimhautsystemen, die sie in Gestalt cutaner Schleimhäute ergänzt (Mundhöhle, After, Nasengrube, Lidspalte, äußere weibliche Generationsorgane).

### Die Epidermis.

Das ursprünglich einschichtige, aus dem Ektoblast hervorgegangene Epidermisblatt schichtet sich sehr bald in zwei auf einer strukturlosen Membran, der Membrana limitans prima, aufsitzende Zelllagen: in die Grund- und Deckschicht der Epidermis, oder in das Stratum basale und das Periderm (Fig. 195). Die Epidermis der Amphibienlarven entspricht der „Schleimhaut“ auf der Außenfläche der Cyclostomen und Fische. Schon in der definitiven Epidermis der Amphibien findet man durch das Luftleben bedingte Verhornung an Stelle der Verschleimung der Epidermiszellen, die bei den Amnioten sich steigert und unter Umbildung des Exoplasmas das Absterben verhornender Zellen bedingt.

Die Membrana limitans prima (Fig. 64 *A*, 77 *BS*$_1$) tritt schon sehr früh am Embryonalknoten oder bei Embryonen mit noch wenigen

Urwirbeln (Schaf, Hund, Kaninchen) in Gestalt eines strukturlosen, sehr feinen Häutchens auf. Da zu dieser Zeit der Mesoblast noch gänzlich fehlt oder nur aus vereinzelten polymorphen Zellen bestehend, den Bau eines ganz lockeren Mesenchyms zeigt, ist die Limitans prima als eine vom Epidermisblatt gelieferte Basalhaut zu betrachten. Sie ist die Vorläuferin der Innenschicht sämtlicher zwischen ektoblastischen Organen und dem Bindegewebe nachträglich auftretender Grenzhäute (Glashaut der Hautdrüsen, der Haarbälge, Basalhaut der Chorionzotten, Intima piae, Linsenkapsel usw.). Erst nachträglich wird aus ihrer Cutisfläche eine aus den verfilzten Ausläufern der Mesenchymzellen gebildete bindegewebige Grenzhaut, die Membrana terminans gebildet.

Das Epidermisblatt schichtet sich sehr bald weiter, und man kann dann eine zuerst aus flachen, später aus Prismenzellen bestehende Basalschicht und eine aus unregelmäßigen Zellen zusammengesetzte Intermediärschicht sowie die ihr aufliegenden großen, flachen Deckzellen unterscheiden. In späteren Schwangerschaftsmonaten tritt in der mehrfach geschichteten Epidermis ein einschichtiges, durch Keratohyalinkörner ausgezeichnetes Stratum granulosum und über diesem das eleidinhaltige Stratum lucidum auf. Beim Neugeborenen findet sich ersteres in der ganzen oberflächlich schon verhornten Epidermis mit Ausnahme des roten Lippensaumes.

Bei allen Amnioten überzieht die Deckschicht die Haare, Federn, Nägel, Krallen, Hufe, Schnäbel und Hörner als mehr oder minder dicke Schicht. Da nun die Haaranlagen die Deckschicht durchbrechen oder abheben, nannte man die ganze Deckschicht über ihnen früher Epitrichum (*ἐπί* = auf, *θρίξ* = Haar), auf den Nägeln, Hufen usw. Eponychium (*ἐπί* = auf, *ὄνυξ* = Kralle, Nagel) und auf den Hörnern Epikeras (*κέρας* = Horn).

Da nun aber eine solche Schicht auch über den Reptilienschuppen und bei Anamnien vorkommt und bei der ersten Häutung ebenfalls abgestoßen wird, bezeichnet man sie neuestens besser mit dem allgemein gültigen Namen Periderm (*περί* = um, herum, *δέρμα* = Haut, Fig. 195, 196, 204).

Sehr deutlich ist das durch die angrenzenden großen Epidermiszellen verdickte Periderm, z. B. bei den Embryonen der Faultiere und Ameisenfresser, bei welchen es eine großzellige Umhüllung des ganzen Körpers bildet, die erst bei der Geburt zerreißt. Beim Schweinefetus wird es in großen Fetzen abgestoßen.

Die Zellen des Periderms und der oberflächlichen Epidermislagen sterben im zweiten Schwangerschaftsmonate bei dem Menschen unter beträchtlicher Größenzunahme ab (Fig. 203) und werden nun beständig abgestoßen und dem Fruchtwasser beigemischt (Intrauterine Häutung). Vom fünften Monate ab bilden die abgestoßenen Peridermzellen mit dem Sekret der inzwischen ausgebildeten Talgdrüsen die Frucht-

schmiere oder den Käsefirnis, Vernix caseosa. Sie bedeckt im sechsten Monate als schmierige weißgelbliche Masse die ganze Oberfläche des Embryos und häuft sich in allen Hautfalten an der Beugeseite der Gelenke, am Halse und an den Geschlechtsorganen an. Die Fruchtschmiere besteht aus verhornten Epidermiszellen, Talgdrüsenzellen, kleinen Fetttröpfchen und beigemischten Wollhaaren.

## Die Anhänge der Epidermis.

Die Epidermisschuppen, Federn, Stacheln, Haare legen sich als im wesentlichen homologe Bildungen auch in prinzipiell gleicher Weise in Form einer verdickten Epidermisplatte auf einer Cutisverdichtung an. Diese Anlagen treten in ganz bestimmter Reihenfolge und Anordnung auf und führen während der weiteren

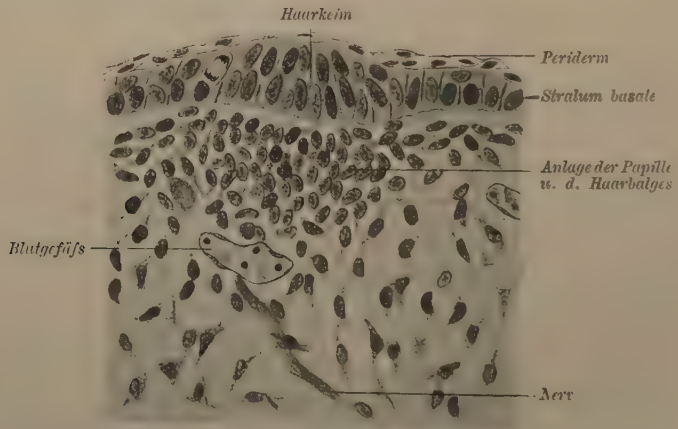



Fig. 195. Senkrechter Schnitt durch den eben in Anlage begriffenen Haarkeim eines Fühlhaares von einem Kaninchenembryo. Vergr. 300 : 1.

Entwicklung zur Bildung charakteristischer Schuppenreihen, Federfluren und Haarströme. Im wesentlichen handelt es sich bei allen diesen Organen um suprapapillare Epidermisbildungen. Auf Cutispapillen von Zungen- oder Plattenform (Schuppenpapille) oder auf einer gerieften, im Querschnitt sternförmigen Papille (Feder- oder Stachelpapille) oder auf einer zwiebelförmigen Papille (Haarpapille) entwickeln sich verschieden gestaltete derbere oder zartere, aber stets verhornte Epidermisüberzüge von sehr wechselnden Formen. Bei den Schuppen bleibt die Papille in ihrer oberflächlichen Lage. Die Feder- und noch mehr die Haarpapille wird von der verdickten Haut überwachsen und so in deren Tiefe verlagert.

## Die Entwicklung der Haare.

Als Haarbezirk bezeichnet man 1. das Haar mit seinen Hüllen, 2. die zu einem Haare gehörigen Talg- und Knäueldrüsen, und 3. die

beim Menschen nachgewiesene Haarscheibe, 4. die zum Haar und der Haarscheibe gehörigen Muskeln und Nerven.

Beim Embryo des Menschen finden sich gegen Ende des zweiten Monats zuerst in der Gegend der Augenbrauen, der Stirne sowie an der Oberlippe und dem Kinn, im Anfang des vierten Monats am auch übrigen Körper die ersten Haaranlagen. Höhere und dichter gestellte Zellen der Grundschicht verlängern sich und bilden durch meilerförmige Stellung und konkave Einbuchtung des Coriums den Haarkeim (Fig. 195), unter welchem eine flache Zellanhäufung der Cutis als erste Anlage des bindegewebigen Haarbalges und seiner Papille erscheint. Aus der Epidermisverdickung entsteht in der Folge das Haar und seine epithelialen Scheiden. Die Haarkeime verdicken sich nämlich knospenförmig gegen die Cutis zu und verlaufen dann in Form schief gerichteter

Fig. 196. Primitiver Haarkegel von demselben Embryo wie Fig. 195. Vergr. 300:1.

zylindrischer Epithelstränge als Haarzapfen in die Tiefe (Fig. 196). Ihr abgestumpftes und verdicktes Ende wird durch die inzwischen entstandene, noch gefäßlose Papillenanlage nach Art eines Flaschenbodens eingestülpt. In diesem Stadium spricht man von einem Bulbuszapfen. Gleichzeitig ordnen sich die Zellen des Stratum basale senkrecht auf die Limitans prima und die Haarbalganlage und bilden die Anlage der äußeren Wurzelscheide. Sie überziehen außerdem die Papille kappenartig als die Keimschicht des primitiven Haarkegels (Fig. 197). Er sondert sich in die Zellen des Haares und seiner Epidermicula sowie in die innere Wurzelscheide mit Henlescher und Huxleyscher Schicht und deren Epidermicula. Dieser Vorgang vollzieht sich unter beständigem Längenwachstum des primitiven Haarkegels, durch Zellzuwachs vom Keimlager her.

Die von der Spitze her verhornende innere Wurzelscheide überschreitet die Talgdrüsenanlage und durchbohrt schließlich die Epidermis (Fig. 198). Das von der inneren Wurzelscheide umhüllte junge Haar heißt nun Scheidenhaar. Vor dem Durchbruche durch die Epidermis (beim Menschen Ende des fünften Schwangerschaftsmonates) können die Haare schlingenförmige Umbiegungen oder Aufrollungen zeigen. Die axialen Zellen des Haares bilden sich unter Luftaufnahme in Markzellen um. Die nachträglich vom Haare durchwachsene innere Wurzelscheide zerfällt in ihrem oberen Teile; sie reicht dann nur mehr bis in die Region der Haarbalgdrüsen. Wie die Pigmentierung des Haares erfolgt, ist eine immer noch strittige Frage.

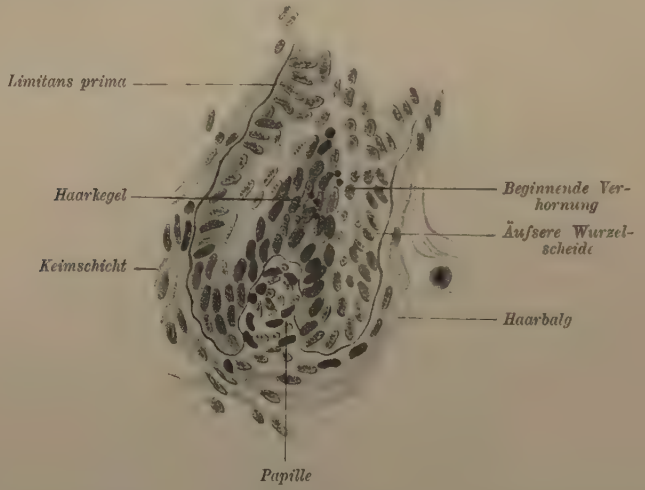



Fig. 197. Senkrechter Schnitt durch das untere Ende einer Wollhaaranlage vom Rücken eines fünfmonatigen menschlichen Fetus mit beginnender Verhornung an der Spitze des Haarkegels. Nach Stöhr. Vergr. 460:1.

Die äußere Wurzelscheide geht nach der Hautoberfläche zu in die Keimschicht der Epidermis über. An der späteren Ansatzstelle des Haarbalgdrüsenmuskels entsteht schon früh in der Cutis eine unscheinbare Zellanhäufung, die sich in den Haarbalgdrüsenmuskel umwandelt. Eine am Ende des vierten Monates (Mensch) über ihr entstehende Ausbuchtung der äußeren Wurzelscheide, deren zentrale Zellen sich vergrößern und sehr bald Fett enthalten, wird zu den Haarbalgdrüsen. Eine zweite, unter dem Ansatz des Haarbalgdrüsenmuskels auffallende Verdickung der äußeren Wurzelscheide, der „Wulst", dient in der Folge dem ausfallenden Haare als Haarbeet noch einige Zeit zur Befestigung (Fig. 198).

Die Glashaut des Balges besteht aus einer inneren, von den Basalzellen der äußeren Wurzelscheide gelieferten Basalhaut und einer äußeren Bindegewebsschicht. Die Bindegewebszellen des Haar-

balges sondern sich in der Folge in eine äußere longitudinale und in eine innere, namentlich über der Papille und unter den Haarbalgdrüsen mit ringförmigen glatten Muskelfasern durchsetzte Schicht. Die Haarpapille erhält sehr früh Blutgefäße.

Der ganze Körper älterer Embryonen trägt einen aus hellen oder nur schwach pigmentierten, marklosen Härchen bestehenden Pelz, das Wollhaarkleid (Lanugo oder das primäre Haarkleid). Die Lanugo ist dem primären Haarkleid der Säugetiere homolog. Ein Teil der noch während des Embryonallebens ausgefallenen Lanugo wird mit der Amnionflüssigkeit vom Embryo verschluckt und bildet einen Teil der im Darme der Neugeborenen vorhandenen Kotmassen, des Meconiums. Gegen Ende der Embryonalzeit wird das Primärhaarkleid ganz oder teilweise gewechselt und durch das sekundäre Haarkleid ersetzt, das im Gegensatze zu dem aus gleichartigen Haaren bestehenden Primärhaarkleid nun Kopf- und Körperhaare unterscheiden läßt. Reste des Primärhaarkleides gemischt mit Sekundär- und Tertiärhaaren bestehen zeitlebens. Die Zahl der aufeinanderfolgenden „Härungen" ist nicht festgestellt. Um die Pubertätszeit treten die für den Menschen charakteristischen, den Säugern fehlenden dichten und derben Bart-, Achsel- und Schamhaare als Pubertätshaare auf.

Bei den Säugetieren legen sich an Kinn, Wangen, Lippen und Augenbrauen die dem Menschen fehlenden Spür- oder Sinushaare sehr früh in prinzipiell gleicher Weise wie die sinuslosen Haare an. Die Sinushaare weichen von der Entwicklung der gewöhnlichen Haare nur durch die Ausbildung eines Blutsinus und kavernösen Körpers in ihrem Balge ab. Man sieht ihre ersten Anlagen als weiße Höckerchen.

Der Haarwechsel wird durch herabgesetzte Ernährung des Haares und seine Ablösung vom Keimlager eingeleitet. Dabei fasert sich die Haarzwiebel besenartig auf und löst sich vom Keimlager (Kolbenhaare im Gegensatz zu den Zwiebelhaaren). Das abgestorbene Haar wird nach der Haarbalgmündung zu verschoben und endlich durch das nachwachsende Haar oder durch mechanische Insulte aus dem Haarbalg entfernt.

Das Ersatzhaar bildet sich aus den Resten des Keimlagers auf der Papille in der schon beim Primärhaar beschriebenen Weise. Nicht nur intrauterin, sondern auch nach der Geburt entwickeln sich bei Mensch und Säugetier entweder direkt an der Epidermis oder bei manchen Tieren auch von der äußeren Wurzelscheide eines schon vorhandenen Haares unterhalb der Haarbalgdrüsenanlage aus neue Haarkeime.

Die bei den Säugetieren sehr auffällige Gruppenstellung der Haare verwischt sich beim Menschen etwas, ist aber auch bei ihm z. B. bei Anlage der Nackenhaare unverkennbar. Kein Säugetier und kein Mensch sind normalerweise vollkommen haarlos. Sogar die Embryonen im erwachsenen Zustande haarloser Tiere, z. B. der Wale, bilden, nach dem Gesetze der Vererbung, ein wechselnd entwickeltes primäres Haarkleid aus, das sie aber noch in utero abwerfen und nicht ersetzen. Die fertigen Wale besitzen nur Spürhaare. Die Anlage der Haare kann verzögert sein, in seltenen Fällen ganz unterbleiben (Atrichie, $\alpha$ privativum $\vartheta\varrho\acute{\iota}\xi$ = Haar) oder

abnorm schwach sein (Hypotrichose, ὑπό = unter, zu wenig, θρίξ = Haar). Es kann aber auch beim Menschen in Ausnahmefällen das Primärhaarkleid nicht gewechselt werden und weiterwachsend einen hellen seidenweichen Pelz bilden (Hunde- oder Haarmenschen). Ich habe diese Hemmungsbildung als Hypotrichosis lanuginosa oder Pseudohypertrichose (ψεῦδος = falsch, unecht) im Gegensatz zur echten Hypertrichose bezeichnet, bei der abnormstarke und massenhafte Haare nach Ausfall der Lanugo entweder den ganzen Körper (universelle Hypertrichose) oder nur an einzelnen Körperstellen bedecken (partielle Hypertrichose).

Fig. 198. Senkrechter Schnitt durch eine Wollhaaranlage in der Stirnhaut eines fünfmonatlichen menschlichen Embryos (Scheidenhaar) nach Stöhr. Vergr. 230:1.

Stammesgeschichtlich dürfen die Federn sicher, die Haare mit größter Wahrscheinlichkeit aus Hautschuppen der Reptilien, die sich unter Formveränderung bei gleichzeitiger reichlicher Innervation in Schutz-, Hautperspirations- und feinere Fühlorgane umgewandelt haben, abgeleitet werden.

Wie die Federn in „Federfluren", so sind auch die Haare in „Haarströmen" und Haarwirbeln gesetzmäßig, zum Teil in topographischer Abhängigkeit der noch bei den Säugetieren an den Beinen und dem Schwanze vorhandenen Schuppen (Biber, Ratten usw.) angeordnet, und zwar sind sie auf Schuppen entwickelt zu denken, die mit weiterer Entwicklung der Haare einer Rückbildung unterlagen, während sich bei den Vögeln die ganze Schuppe in eine Feder umwandelte. Bei

allen Haartieren besteht noch die aus verdicktem Epithel auf einer flachen Papille sitzende nervenreiche Haarscheibe und ihr gegenüber im stumpfen Winkel zwischen Haut und Haar ein auch noch beim Menschen deutliches „Schuppenrudiment".

## Die Entwicklung der Hautdrüsen.

Die ersten Anlagen der Haarbalg- oder Talgdrüsen entstehen als kleine Auftreibungen der äußeren Wurzelscheide an den Haaranlagen, vergrößern sich zu kolben- oder beutelartigen Auswüchsen, treiben sekundäre Knospen und bilden sich unter gleichzeitiger Verfettung ihrer zentralen Zellen zu zusammengesetzt-alveolären Drüsen um. Nur an wenigen Körperstellen (Vorhaut, roter Lippensaum) entstehen Talgdrüsen unabhängig von Haaranlagen, direkt aus der Epidermis. Doch ist anzunehmen, daß ihre Anlagen auch an diesen Stellen ursprünglich an allmählich rückgebildete Haare geknüpft waren. Denn man hat Beispiele, daß sich Talgdrüsen nach Rückbildung einer Haaranlage oder nach Ausfall des Haares als selbständige Gebilde erhalten.

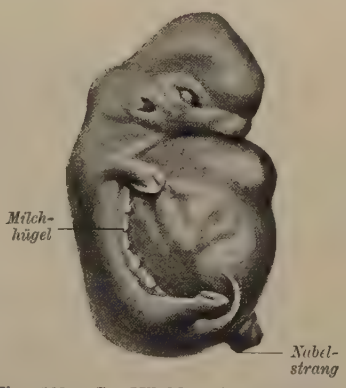



Fig. 199. In Milchhügel zerfallende Milchleiste eines Schweineembryos von 1,5 cm Länge. Vergr. etwa 3 : 1.

Die Knäuel- oder Schweißdrüsen legen sich Ende des vierten Monats als solide keulenförmige, in die Cutis oder bis in die Subcutis einwachsende, sich schlängelnde und an dem blinden Ende nachträglich sich aufknäuelende Epithelsprossen zuerst an den Fingerspitzen, Handflächen und Fußsohlen an (siehe Fig. 206). Im sechsten Monate entstehen durch Auseinanderweichen der axialen Drüsenzellen und der Epidermiszellen die Lichtungen und Mündungen, die Schweißporen. Die glatte, innerhalb der Basalhaut der Drüsen gelegene eigene Muskulatur der Schweißdrüsen ist epidermidalen Ursprungs. Sie wird durch Umbildung der nach außen von den Drüsenzellen gelegenen Epithelien geliefert. Die auf der Außenseite des Knäuels jenseits der Basalhaut gelegenen glatten Muskelfasern entstammen der Anlage des Haarbalgdrüsenmuskels, sind also mesoblastischer Herkunft.

Auch die erste Anlage der Knäueldrüsen scheint anfänglich an die Anwesenheit von Haaren gebunden gewesen zu sein. Die meisten Knäueldrüsen entwickeln sich nämlich aus dem Epithel des Haarzapfens und sondern sich erst nachträglich mit eigener Mündung von der äußeren Wurzelscheide. Die Knäueldrüsen der Achselhöhle erreichen ihre volle Entwicklung erst mit der Ausbildung der Achselhaare beim Eintritt der Pubertät.

Die Milchdrüsen finden sich bei den Placentaliern entweder in regelmäßigen Abständen reihenweise in biserialer Anordnung und in wechselnder Zahl auf der ventralen Körperfläche (Fleischfresser,

Schwein), oder sind durch größere zwischen den Drüsen beider Reihen auftretende Zwischenräume in eine kraniale und kaudale Gruppe geschieden (manche Affen). Endlich können sie auch in paariger Anordnung in der Achsenhöhle, an der Brust, am Bauche, in der Leistenregion und an den großen Schamlippen (Wale) sich finden.

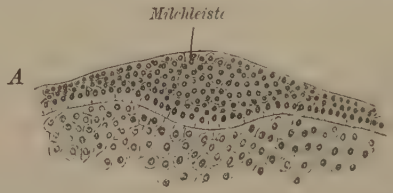



Fig. 200. Querschnitt durch die Milchleiste eines 1 cm langen Schweineembryos.

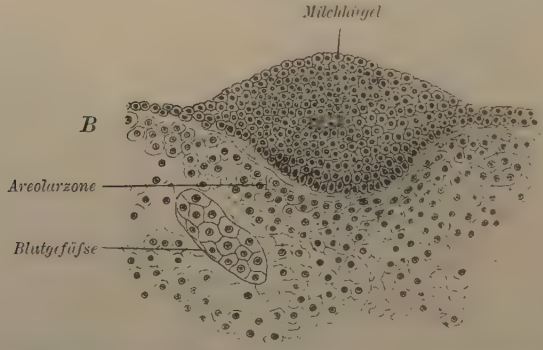



Fig. 201. Querschnitt durch einen Milchhügel eines 1,5 cm langen Schweineembryos.

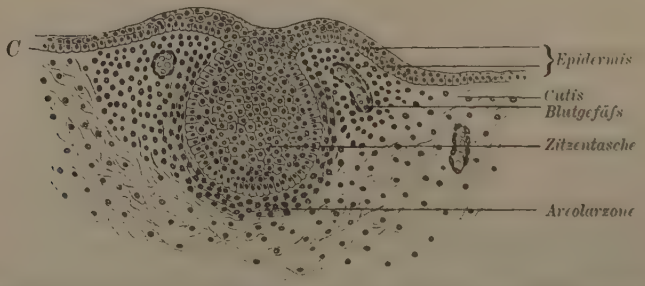



Fig. 202. Querschnitt durch die Zitzentaschenanlage eines 6,5 cm langen Schweineembryos. Nach Profé. Vergr. etwa 200:1.

Die Mammarorgane der placentalen Säuger gehen, mag ihre Zahl auch noch so sehr wechseln, aus einem und demselben (bei menschlichen Embryonen von 9 mm deutlichen) Primitivorgan, der Milchlinie, hervor. Sie reicht bei voller Entwicklung von der Achsenhöhle bis in die Inguinalgegend (z. B. Schwein, Fleischfresser, selten beim Menschen), oder sie legt sich nur in dem Bereiche der Gegend, wo sich die typischen Mammarorgane entwickeln, an (z. B. bei den meisten

Affen, dem Elefanten und dem Menschen in der oberen Brustregion oder wie bei den Wiederkäuern und bei dem Pferde nur in der Inguinalregion). Die Milchlinie besteht bei Embryonen mit höckerförmigen Extremitätenanlagen aus einer jederseits deutlichen linearen Epidermisleiste. Unter dieser verdickt sich das Cutisgewebe und nimmt die Milchlinie in einer seichten Rinne auf. Nun spricht man von einer Milchleiste. Sie zeigt sehr bald auf dem Durchschnitte zuerst linsen-, dann kugelförmige, bilateral symmetrische Epidermisverdickungen, die Milchhügel (Fig. 199—201). Durch Schwund der zwischen den Milchhügeln gelegenen Teile der Milchleiste bleiben die Milchhügel allein übrig.

Auf den kolbenförmig in die Tiefe wuchernden Milchhügeln entsteht, während die oberflächlichen Zellen verhornen, eine kleine, napf-

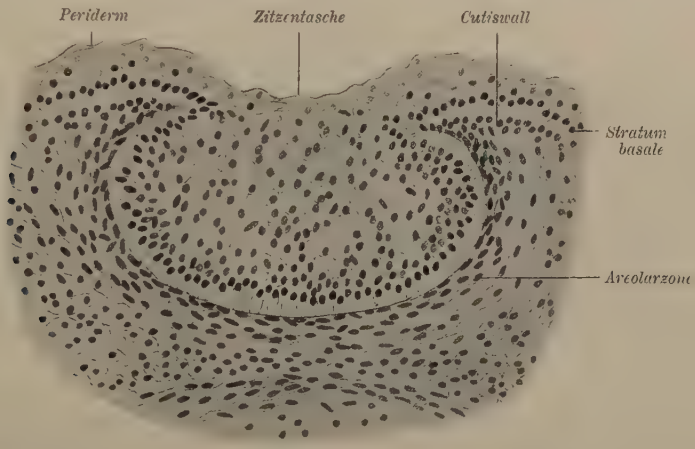



Fig. 203. Schnitt durch die Zitzentaschenanlage von einem 16 cm langen menschlichen Embryo. Vergr. etwa 200:1.

artige Vertiefung, die von einer zellenreichen Cutiswucherung der Areolarzone umfaßt wird. Diese setzt sich durch einen mitunter deutlich erhöhten Rand, den Cutiswall, gegen die übrige Haut ab (Fig. 202).

Nun bezeichnet man die napfförmige Epidermiswucherung mit ihrer Areolarzone und dem Cutiswall als Zitzentasche. Aus ihr geht die Zitze, die Areola sowie die Milchdrüse hervor (Fig. 203).

Die Anlage der Milchdrüsen erfolgt erst verhältnismäßig spät und ist wenigstens ursprünglich an die Anlage von Haaren gebunden.

Aus der Basalschicht der Zitzentasche entstehen nämlich Haaranlagen mit Talg- und Knäueldrüsen sowie die Milchsprosse. Diese verzweigen sich und bilden je eine tubulöse Milchdrüse mit ihrem Ausführungsgang (Fig. 204). Die Milchsprosse erhalten eine axiale Höhlung und werden dadurch zu den Milchgängen, die wie

alle größeren Knäueldrüsen der Haut eine epitheliale Muskulatur entwickeln. Die Milchgänge münden am Boden der Zitzentasche auf dem Drüsenfeld. Bei einem anderen Typus, so z. B. beim Rinde, mündet die ganze Milchdrüsengruppe mit ihren Milchgängen durch einen einzigen Ausführungsgang, den Strichkanal. Die Pferdezitze enthält zwei Strichkanäle, welche zwei miteinander verschmolzenen Milchdrüsen entsprechen. In einiger Entfernung von ihrer Mündung können sich die Milchgänge später zu spindelförmigen Auftreibungen, den Milchsinus, erweitern. Die Haar- und Talgdrüsenanlagen im Bereiche des Drüsenfeldes bilden sich später wieder zurück. An der ausgebildeten Brustwarze findet man im Gegensatze zur Areola nur die Milchgänge und die mit deren Mündungen verbundenen Talg-

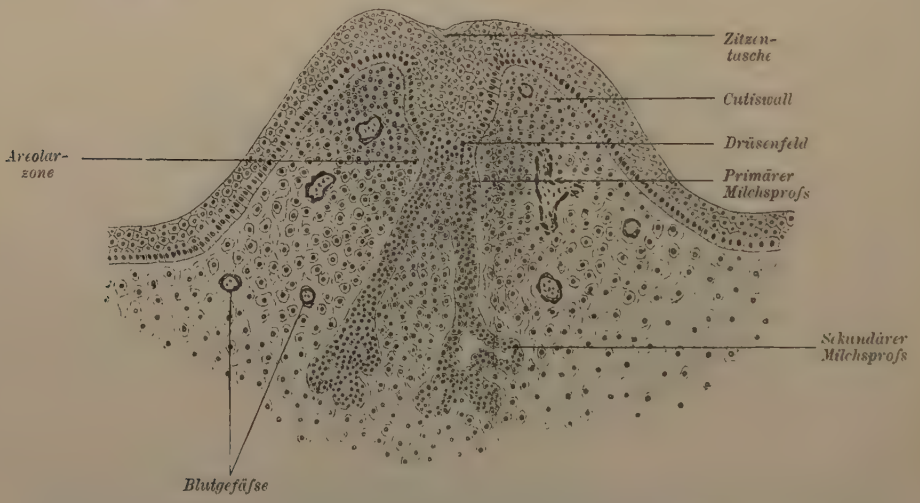



Fig. 204. Schnitt durch die Zitzenanlage eines 20 cm langen weiblichen Schweineembryos. Nach Profé. Vergr. etwa 200:1.

drüsen, aber keine Haare mehr. Die Warzenhofdrüsen (gl. areolares) bestehen aus Talg- und Schlauchdrüsen, treten ebenfalls im Anschluß an mehr oder minder sich rückbildende Haaranlagen auf und können während des Säugens teilweise zu Milchdrüsen werden.

Die Zitzen- oder Papillenbildung erfolgt auf verschiedene Weise. Entweder erhebt sich das Drüsenfeld mitsamt dem Cutiswall durch kegelförmiges Auswachsen der benachbarten Haut. Das Drüsenfeld liegt dann schließlich auf der Spitze der so entstandenen Proliferationszitze (Fig. 205 *A*). Oder der Cutiswall bleibt wie z. B. beim Menschen und Affen flach und wird unter Ausbildung von glatter Muskulatur, Haaren und Talgdrüsen zum Warzenhof oder zu der Areola mammae, während der Boden der Zitzentasche mit dem Drüsenfeld über das Niveau der Areola emporwächst und die Milch-

warze oder Mamilla einer Eversionszitze bildet (Fig. 205 *B*). Übergänge von Eversions- zu Proliferationszitzen finden sich in der Ontogenie eines und desselben Individuums, in ein und derselben Gattung, Familie und Art.

Es ist von Interesse, daß schon bei dem eierlegenden Schnabeltier in der Bauchgegend ein ganz rudimentärer Säugeapparat in Form eines Drüsenfeldes besteht,

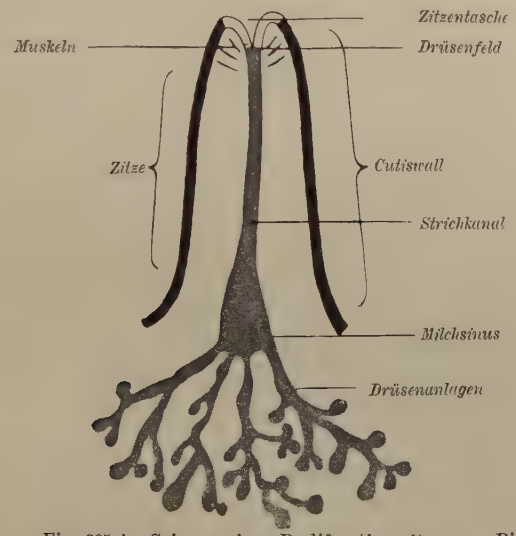



Fig. 205 *A*. Schema einer Proliferationszitze vom Rinde.

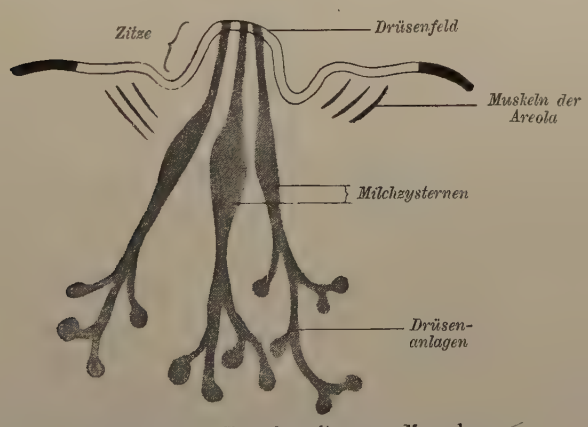



Fig. 205 *B*. Schema einer Eversionszitze vom Menschen.
Das Gebiet der Zitzentasche ist in beiden Figuren weiß gehalten.

in welchem eine ganze Gruppe von schlauchförmigen Drüsen ausmündet. Das noch kaum als „Milch" zu bezeichnende fetthaltige Sekret dieser Drüsen dient zur Ernährung des Jungen. Milchdrüsen und Knäueldrüsen der Haut sind aus einer tubulösen Hautdrüsenform durch divergente Entwicklung hervorgegangen.

Bei beiden Geschlechtern der Placentalier werden vielfach mehr Milchhügel angelegt, als sich später zur typischen Zahl entwickeln. Sie bilden sich entweder

spurlos zurück oder entwickeln sich zu überzähligen Warzen und Zitzen (Hyperthelie = ὑπέρ, über θηλή = Brustwarze) oder zu überzähligen Mammae (Hypermastie, μαστός = Euter). Beim Menschen sind bis zu vier Paaren biserial angeordneter und milchender Mammarorgane beobachtet worden, die zum Teil kranial, zum Teil kaudal von den beiden normalen pektoralen Mammae sich fanden. Auch der menschliche Embryo in Fig. 126 zeigt einen überzähligen Milchhügel unter der linken normalen Mammaranlage. Überzählige Zitzen sind beim Menschen auch neben der Vulva, am Oberschenkel, in der Nabelgegend, in der Achselhöhle und am unteren Schulterblattwinkel gefunden worden.

Dagegen spricht man von Hypomastie, wenn die Zahl der Mammarorgane unter der gewöhnlichen zurückbleibt. Biserial angelegte und hintereinander gelegene Mammarorgane können wie beim Rinde oder der Ziege zu einem Euter zusammengeschoben werden. Dabei können am vorderen oder hinteren Euterende noch rudimentäre, mitunter sogar undurchbohrte Afterzitzen auftreten.

Rudimentär bleiben meist die Mammarorgane männlicher Individuen. Das Auftreten von Mammarorganen auch beim männlichen Geschlechte weist auf ursprünglich gemeinsames Säugen der Jungen durch beide Eltern hin. Auch sondern die Mammae der Neugeborenen beiderlei Geschlechtes vorübergehend ein milchiges, als „Hexenmilch" bezeichnetes Sekret ab, das nach den einen durch fettige Einschmelzung der axialen Zellen der Drüsengänge entsteht, nach anderen als wirkliches Sekret der Milchdrüse zu betrachten ist. Man kennt ferner Beispiele von erwachsenen milchenden Ziegen- und Schafböcken sowie von säugenden Männern. Bei dem weiblichen Geschlechte wuchern zur Zeit der Geschlechtsreife und noch mehr bei eintretender Schwangerschaft die Drüsenanlagen durch Bildung von Seitensprossen und Alveolen. Die Sekretabsonderung beginnt schon am Ende der Schwangerschaft. Nach beendetem Säugegeschäft bilden sich beträchtliche Drüsenteile wieder zurück.

## Die Krallen, Hufe, Klauen, Nägel

bilden Schutzhüllen aus verhornter Epidermis um die Endphalangen der Finger und Zehen. Sie werden durch gefäßhaltige Cutisleisten und -papillen ernährt. An den Hufen usw. unterscheidet man die Hornwand, das Sohlenhorn und das Saumband. Alle diese Teile finden wir auch am menschlichen Nagel, aber in geringerer Entwicklung und teilweise nur angedeutet wieder. Der Hornwand entspricht beim Menschen die Nagelplatte; dem Sohlenhorn der zwischen Nagelbett und Finger- oder Zehenbeere gelegene Nagelsaum, dem Saumband das Eponychium oder Periderm des Nagels.

Die an den Hufen und Krallen der Tiere so mächtigen Cutisplättchen und -papillen sind beim Menschen nur unansehnliche Cutisleisten des Nagelbettes und Cutispapillen des Nagelfalzes und des Nagelsaumes.

Die Anlage des Nagels leitet sich beim Menschen schon bei Embryonen von 4,5 cm durch eine mehrschichtige Epidermisverdickung, das primäre Nagelfeld, ein. Es breitet sich auf dem Rücken der Endphalangen aus, grenzt sich durch eine Furche von der Anlage des Nagelwalles ab und geht distalwärts in den Nagelsaum oder bei Huftieren in das verdickte Sohlenhorn über, das

sich seinerseits wieder von der Epidermis der Endphalange absetzt. Die Verhornung beginnt ohne Keratohyalinbildung unter dem Periderm des Nagelfeldes und führt zur Bildung eines wurzellosen Hornplättchens, des Vornagels (Fig. 206). Während die Abgrenzung des Nagelwalles unter Vertiefung der Grenzfurche zum Nagelfalz immer deutlicher wird, dehnt sich die Verhornung seitlich und namentlich auch über der Nagelwurzel proximalwärts aus. Hinter dem Vornagel bildet sich durch Verhornung der Zellen von dem Nagelbett und namentlich von dem Nagelfalz her der mit Wurzel versehene Nagel. Er sprengt durch sein Längenwachstum das Periderm und tritt frei zutage. Nur dicht über der Wurzel bleibt ein schmaler Saum des Periderms zeitlebens als Eponychium bestehen. Der durch den Nagel etwas abgeknickte Vornagel wird schließlich durch weitere Verhornung teilweise in den Nagel einbezogen. Nun überwächst

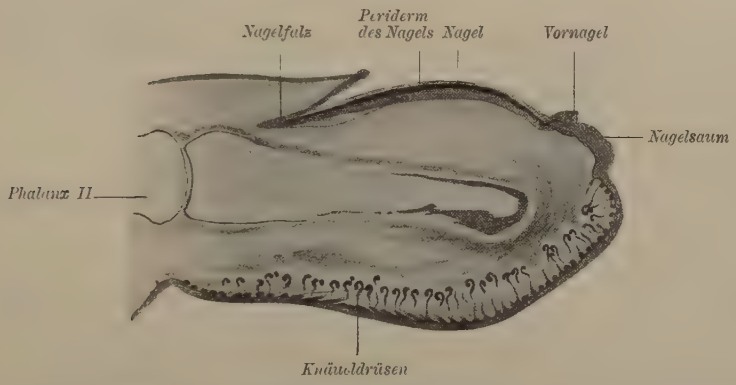



Fig. 206. Medianschnitt durch den Mittelfinger eines 5monatl. menschlichen Embryos. Vergr. etwa 25 : 1.

der Nagel das zum Nagelsaum reduzierte Sohlenhorn und überragt auffallend schmal und stark quer gewölbt beim ausgetragenen Kinde die Finger und Zehen mit seinem freien verdickten Rande, dem Reste des Vornagels. Dieser fällt bald nach der Geburt ab.

Der fertige Nagel liegt nicht mehr endständig, sondern dorsal verschoben auf der Endphalange.

## II. Die Entwicklung des Nervensystems.

### 1. Zentralnervensystem.

Die Scheidung des Ektoblastes in die Neuralplatte und in das Epidermisblatt, die erste Anlage des Rückenmarkes und Gehirnes bis zur Gliederung in dessen Hauptabschnitte und in die Anlage der Ganglienleiste sind schon geschildert worden (S. 117 u. ff.).

### a) Entwicklung des Rückenmarkes.

Die epithelialen Seitenwände des Neuralrohres verlängern sich durch Zellvermehrung beträchtlich und verdicken sich, zu den massigeren Seitenplatten (Fig. 98), während das Dach und der Boden als Deck- und Bodenplatte dünn bleiben. Gleichzeitig differenziert sich das anfangs gleichartige Epithel des Medullarrohres (Fig. 207):

1. in die noch längere Zeit epitheliale Beschaffenheit zeigenden Zellen des Stützgerüstes, in die Spongioblasten (*σπογγία* = Schwamm) oder Ependymzellen und
2. in die sich zu Nervenzellen umbildenden Neuroblasten (*νεῦρον* = Nerv).

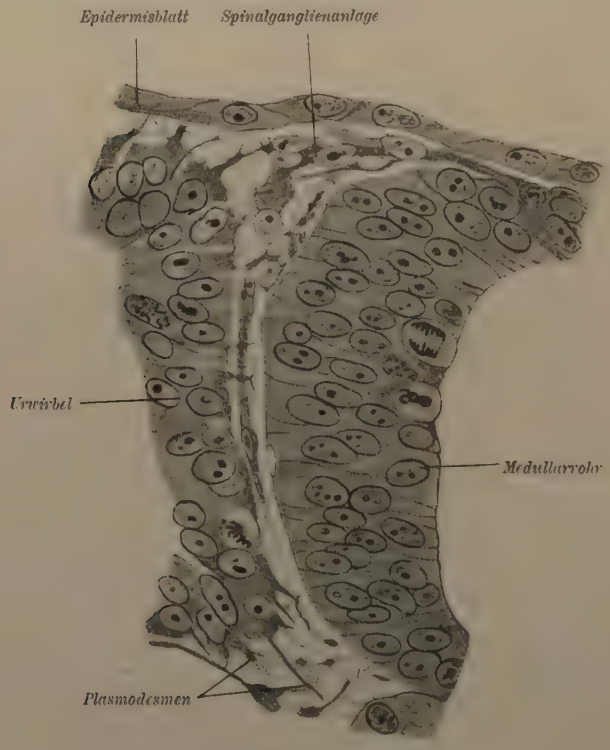



Fig. 207. Querschnitt durch das Medullarrohr in der hinteren Rumpfhälfte eines etwa zehn Tage alten Kaninchenembryos. Nach Held. Starke Vergrößerung.

1. Die kernfreien Enden der mehrschichtigen Epithelien bleiben stets der inneren oder äußeren Oberfläche des Medullarrohres zugekehrt. Sie werden zu pfeilartigen, schlanken Gebilden, zu Stützzellen oder Spongioblasten (Fig. 208 und 209). Diese bilden mit ihren freien Enden eine dünne, netzartige innere Grenzschicht, die Limitans interna, mit ihren peripheren Basalenden, die dicht unter

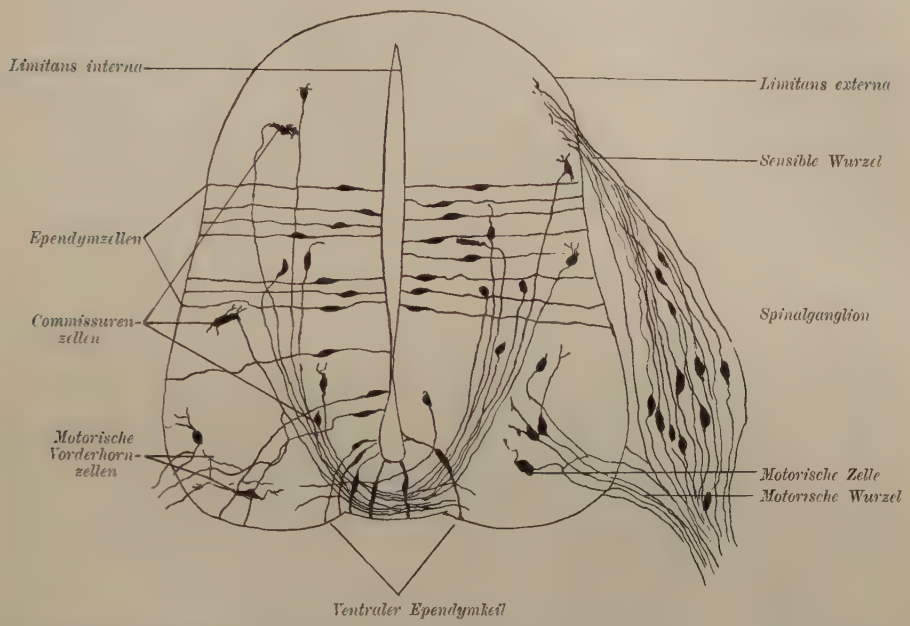



Fig. 208. Querschnitt durch das Rückenmark eines Fledermausembryos (Vespertilio auritus) von 1,25 cm Länge. Nach Retzius. Behandlung nach Golgi.

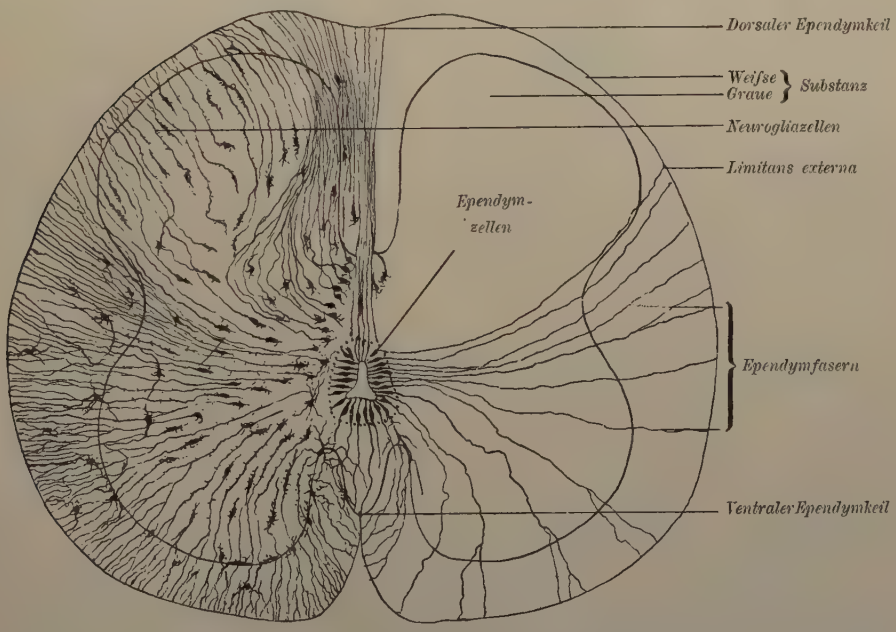



Fig. 209. Querschnitt durch das Rückenmark eines menschlichen Embryos von 14 cm Länge. Nach Lenhossek. Behandlung nach Golgi.

der Meninx vasculosa gelegene äußere Grenzschicht oder die Limitans externa (Fig. 208 und 209) medullae spinalis.

Die so gebildete Stützsubstanz oder das Neurospongium wächst dann durch Vermehrung der Spongioblasten. Die an den Zentralkanal des Rückenmarkes und die Höhle der Hirnbläschen grenzenden, sich dicht aneinander lagernden Leiber der Spongioblasten werden zum Ependym (ἐπένδυμα = Bekleidung) des Zentralkanals. Die freie Fläche der die ganze Dicke des Rückenmarkes als Ependymfasern radiär durchsetzenden Ependymzellen trägt Cilien.

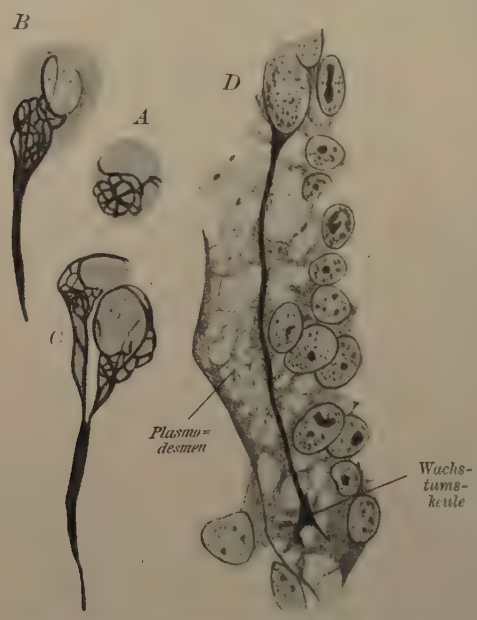



Fig. 210. *A* primärer, *B* und *C* sekundäre Neuroblasten aus dem Medullarrohr eines Entenembryos von drei Tagen; *D* Neuroblast mit Neurit und Wachsstumskeule aus dem Mittelhirn eines 18 Tage 20 Stunden alten Forellenembryos. Nach Held. Starke Vergrößerung.

Als weiterer Bestandteil des Neurospongiums, aber wesentlich später, treten die stern- oder spinnenförmigen Neurogliazellen (*νεῦρον* = Nerv, *γλία* = Kitt) auf. Sie gehen aus indifferent gebliebenen Zellen des Medullarrohres hervor, werden nach der größeren oder geringeren Länge ihrer Ausläufer in Lang- und Kurzstrahler unterschieden und bilden den die Nervenzellen und Nervenfasern stützenden Gliafilz.

2. Zwischen den der Lichtung des Medullarrohres zugekehrten Enden der Spongioblasten finden sich schon sehr früh helle kugelige, in lebhafter Vermehrung begriffene Zellen, die primären Neuroblasten Ihr Plasma bildet dann einen dem Kerne einseitig ansitzenden Kegel, der als primärer Neurit oder Nervenfortsatz in distaler Richtung auswächst. Sein peripheres Ende zeigt eine schwach gezackte oder keulenförmige Auftreibung, die Endkeule. Durch die Entstehung von Neurofibrillen in Plasma und Neuriten wird der primäre fibrillenlose Neuroblast zum sekundären Neuroblast (Fig. 210). Die Neuroblasten schieben sich dann aus ihrer anfänglich zentralen Lage in die Lücken des Neurospongiums bis zu dessen peripheren Schichte vor und richten sich nach dem Prinzip der „Achsenstellung und des kürzesten Weges“ derart, daß ihre Neuriten auf der kürzesten Strecke die Myotome erreichen (Fig. 211). Die extramedullaren Neuriten entstammen

den später in segmentaler Anordnung gruppierten Vorderhornzellen in dem ventralen Gebiete des Medullarrohres und bilden die motorische Wurzel eines Spinalnerven.

Die Neuriten anderer Neuroblasten wachsen teils als intramedullare Nervenfasern sich kreuzend und die ventrale Commissur bildend, durch die Bodenplatte aus einer Rückenmarkshälfte in die andere (Fig. 208) hinüber (Commissurenzellen), teils in die Längsstränge des Markes ein (Strangzellen). Sie benutzen dabei zum Teil die

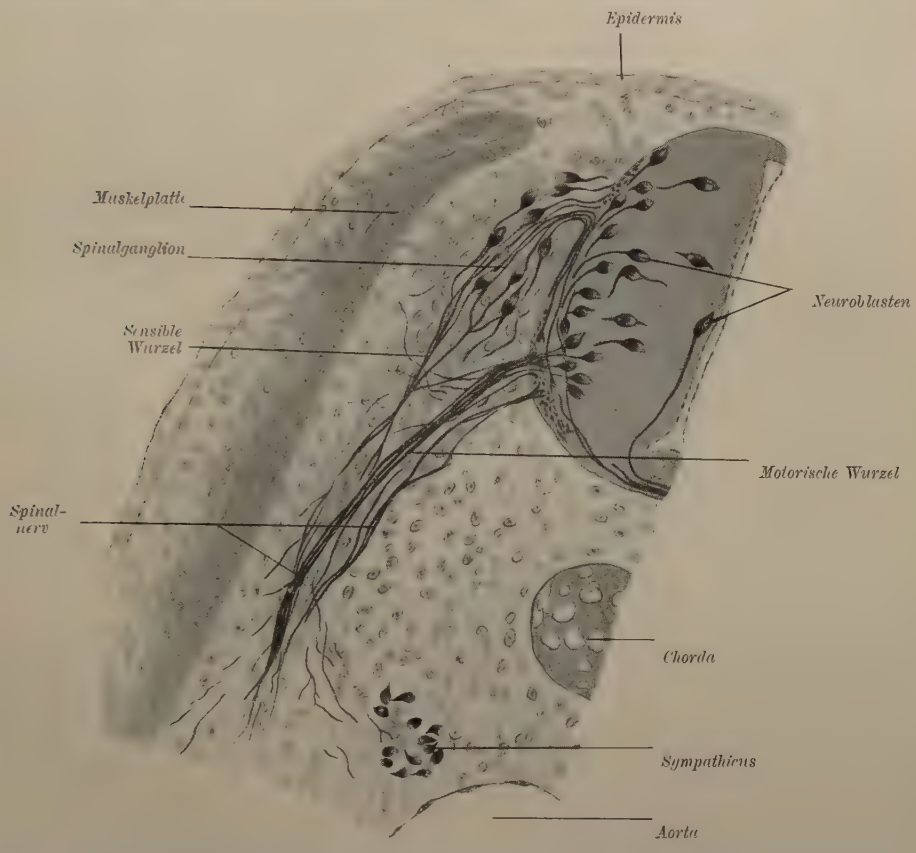



Fig. 211. Querschnitt durch die obere Rumpfhälfte eines Hühnerembryos von 60 Stunden mit Anlage eines Spinalganglions und -nerven. Nach Held. Mittlere Vergrößerung.

Plasmodesmen (*πλάσμα* = das Gebildete, Geformte, *δεσμός* = Band), d. h. die feinen Plasmaverbindungen zwischen den embryonalen Zellen (Fig. 210). Jede primäre, d. h. noch hüllenlose Nervenfaser ist somit der Neurit eines sekundären Neuroblasten. Später treibt dieser die als Dendriten (*δένδρον* = Raum) bekannten und verästelten Ausläufer und wird so zur Nerven- oder Ganglienzelle, in welcher ebenso wie im Neuriten die Sonderung in die Neurofibrillen und in das Neuroplasma fortschreitet.

Eine Nervenzelle mit allen ihren Ausläufern (Dendriten, Neuriten und dessen Collateralen nebst Endbüscheln) bildet eine Nerveneinheit oder ein Neuron (*νευρῶν*). Aus ungezählten Tausenden verschieden großer und sehr verschieden gestalteter Neuronen besteht das Nervensystem. Manche Neuriten können eine für einen Zellfortsatz enorme Länge erreichen. Jedes Neuron bildet eine genetische, morphologische und trophische Einheit und ist entweder mit anderen Neuronen oder mit „Endorganen" verbunden. Die Endbüschel und Collateralen der Neuriten können in den Zentralorganen mit anderen Nervenzellen in Kontakt treten (interneuronale Verbindung) oder als motorisches Neuron in einer Muskelfaser, als sensibles Neuron mit ihren Dendriten an einer peripheren

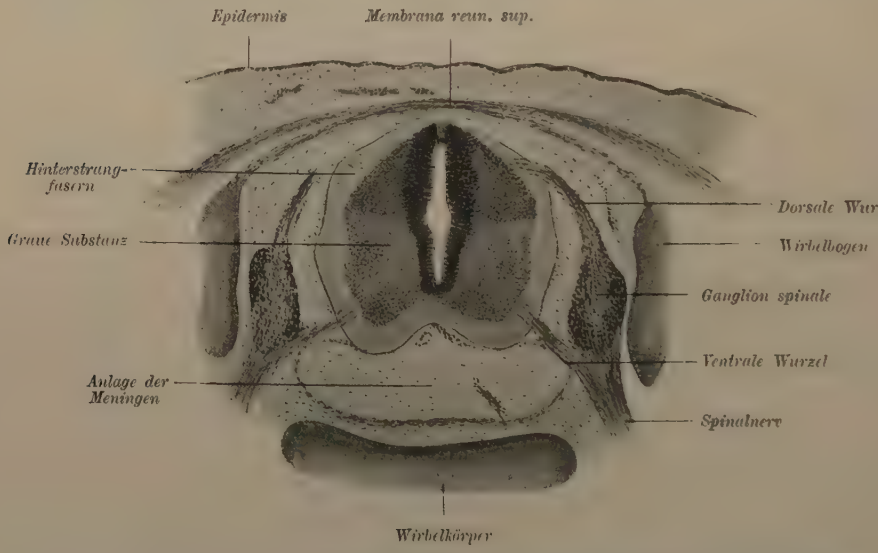



Fig. 212. Querschnitt durch das Brustmark eines menschlichen Embryos von 1,9 cm Länge (Fig. 126). Vergr. 60 : 1.

Neuroepithelzelle zwischen Epithelien oder im Bindegewebe, als sekretorisches Neuron an oder in einer Drüsenzelle enden. Der Leitungsrichtung nach unterscheidet man zentrifugal leitende oder effektorische und zentripetalleitende rezeptorische, der Lage nach in den Zentralorganen gelegene Binnen- und außerhalb des Gehirn- und Rückenmarks gelegene Außenneuronen.

Die interneuronale Verbinduug geschieht nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen durch Flächenkontakt, d. h. der Neurit berührt mit seinen Endbüscheln, welche in Form von Endschlingen, Netzkörperchen, Endfüßchen usw. endigen, die Dendriten und den Körper der Nervenzelle eines anderen Neurons (so z. B. an den motorischen Vorderhornzellen, peripheren Zellen und manchen Hirnzellen).

Oder die Verbindung geschieht durch Parallelkontakt, indem sich die Endbüschel eines Neuron aufs innigste an den Zellkörper und an die Dendriten eines anderen Neuron anlegen und mit diesen größere Strecken bis zu ihrer Endigung verlaufen (z. B. an den Purkinjeschen Zellen des Kleinhirns.

Eine Verbindung der Neurone durch Zusammenhang ihrer Neurofibrillen (Kontinuität) ist im Gegensatze zur Verbindung durch Berührung (Kontiguität) bis jetzt nirgends einwandfrei erwiesen. Die seltenen Verbindungen motorischer Vorderhornzellen durch eine Zellbrücke dürfen auf unvollständige Teilung der Neuroblasten zurückgeführt werden. Neuere Angaben über zahlreiche Verbindungen von Nervenzellen durch Neurofibrillen bedürfen der Bestätigung.

An den Stellen des Rückenmarkes, von denen aus größere Organkomplexe (Extremitäten) mit Nerven versorgt werden, entstehen durch bedeutendere Anhäufungen von motorischen Ganglienzellen Anschwellungen, die Hals- und Lendenanschwellung.

Die zentrale primäre graue Substanz besteht aus sich vermehrenden Neuroblasten und Spongioblasten. Sie überwiegt an Masse anfänglich bedeutend über die periphere, primäre weiße Substanz (siehe Fig. 212), welche durch immer zahlreicher einwachsende aber noch marklose Neuriten langsam an Dicke zunimmt.

Durch die bedeutende Massenzunahme der grauen und weißen Substanz beider Rückenmarkshälften rücken Deck- und Bodenplatte immer mehr in die Tiefe der Fissura anterior und posterior und verbinden später durch sich kreuzende Nervenfasern als Commissura anterior und posterior beide Rückenmarkshälften.

Man hat die „Auswachsungstheorie“ der Neuriten mit dem Hinweise zu bekämpfen gesucht, daß man sich die wunderbaren Kräfte, welche den auswachsenden Neuriten sicher zu seinen Endorganen leiten, nicht vorstellen könne. Dieser Einwand ist unbegründet, denn es findet gar keine Entwicklung eines Neuriten schon primär von der Nervenzelle bis zu einem bestimmten Innervationsfelde in kontinuierlichem Zuge statt. Die unzählbaren Nervenendigungen der größeren Wirbeltiere können von Anbeginn an mit ihrem Endziele nicht verbunden sein, weil ja zur Zeit der ersten Anlage der Nerven der allergrößte Teil der späteren Endbezirke noch gar nicht vorhanden und noch nicht histologisch differenziert ist. So bestehen, wie man mit Recht betont hat, die Extremitätenanlagen zur Zeit der ersten Entstehung der Nerven nur aus Mesenchym und einer Epithelkappe, während wir später in ihrer Haut unzählige sensible und sekretorische Endigungen und in ihrem Inneren ausgedehnte motorische Innervationsbezirke finden. Die Leitungsbahnen können sich also auch nur ganz allmählich zusammen mit den von ihnen versorgten Organen entwickeln und spezifizieren.

Außerdem sind die Embryonen mit erster Anlage der Nervenbahnen noch sehr klein. Die Ursprungszellen der Neuriten und die Blasteme für die späteren Innervationsgebiete liegen noch ganz nahe beieinander, und die Achsenstellung der Neuroblasten läßt in vielen Fällen den Neuriten sofort auf die Anlage des peripheren Apparates treffen. Dann erst entwickeln sich die allmählich sich sondernden Organe im Zusammenhang mit ihren Nervenbahnen weiter und

durch Verlagerung der Innervationsgebiete, namentlich der Muskeln, kann es zu Verschränkungen und Plexusbildungen kommen.

Erst verhältnismäßig spät erhalten die in der weißen Substanz gelegenen Nervenfasern ihre Scheiden (siehe unten).

Anfänglich reicht das Medullarrohr bis zur Schweifspitze. Sein im Bereiche der Schwanzwirbelsäule gelegener Teil bleibt rudimentär oder bildet sich zurück. Epitheliale Reste dieser Strecke bestehen im Filum terminale zeitlebens. Abgesehen von dieser Rückbildung des Schwanzmarkes wird das Rückenmark noch dadurch relativ kürzer, daß es von der rascher wachsenden Lendenwirbelsäule an Länge überholt und so sein Kaudalende scheinbar kopfwärts verschoben wird. Dadurch kommt sein zapfenförmig zugespitztes Ende, der Conus terminalis, schließlich in die für die Säugetiere

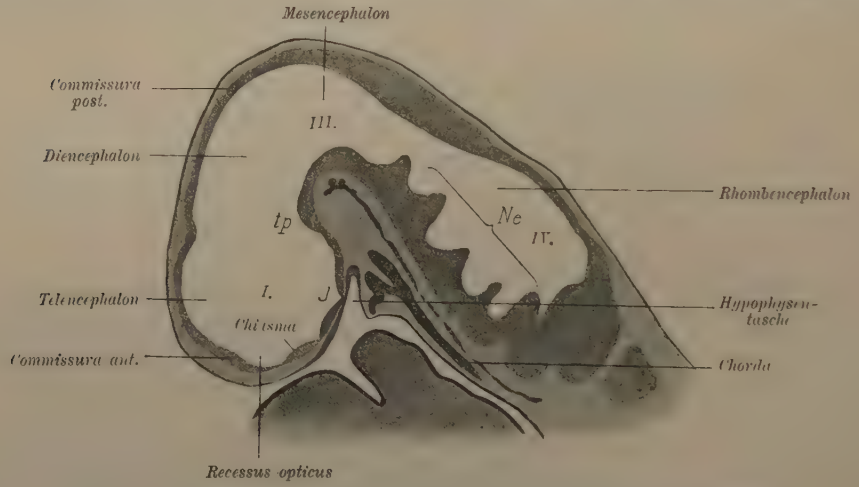



Fig. 213. Medianschnitt durch den Kopf eines Schafembryos von 20 Tagen.
*I*, *III*, *IV* = erster, dritter, vierter Ventrikel, *Ne* = Neuromeren, *tp* = Tuberculum post., *J* = Infundibulum.

definitive, etwa im Bereiche des letzten Lendenwirbels befindliche Lage. Bei dem Menschen liegt der Conus terminalis im sechsten Monate am Anfange des Kreuzbeinkanals, bei der Geburt etwa in der Höhe des dritten und einige Jahre später dauernd am unteren Rande des ersten Lendenwirbels.

## b) Die Entwicklung des Gehirnes.

Gleichzeitig mit der Anlage der primitiven Augenblasen erfährt die Hirnanlage durch starkes Längenwachstum eine bogenförmige Krümmung derart, daß der Scheitel der Krümmung durch das Mittelhirn gebildet wird. Zu dieser Scheitelkrümmung gesellen sich dann noch die Brücken- und die Nackenkrümmung (Fig. 110 und 214). Die bei den Amphibien und Fischen kaum angedeutete Scheitelkrümmung nimmt bei den Vögeln zu und erreicht mit den

beiden anderen Krümmungen bei den Säugetieren und bei dem Menschen ihre höchste Ausbildung.

Die Lichtungen der Hirnanlage bleiben als die vier Hirnventrikel zeitlebens erhalten. Der Hohlraum des Prosencephalon wird nach Abgliederung der Großhirnanlagen zu den durch das Foramen interventriculare miteinander verbundenen beiden Seitenventrikeln. Der Hohlraum der Mittelhirnanlage wird zum dritten Ventrikel, der des Rautenhirnes zum vierten Ventrikel. Beide kommunizieren durch den Aquaeductus cerebri mit der Lichtung des Medullarrohres, d. h. mit dem Zentralkanal des Rückenmarks (Fig. 213 u. 214).

Wie die Wände des Medullarrohres, so sondern sich auch die epithelialen Wände der Hirnanlage in Spongioblasten und Neuroblasten.

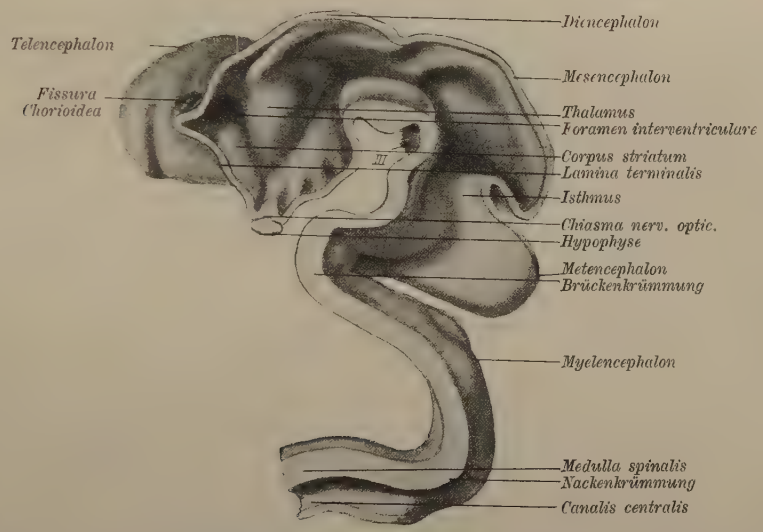



Fig. 214. Modell einer median halbierten Gehirnanlage von einem 4½wöchentl. menschl. Embryo. Nach His modelliert von F. Ziegler.

Dann verdickt sich die Hirnwand durch Anhäufung von Ganglienzellen (graue Substanz) und durch deren Neuritenbildung unter nachträglicher Bildung der Markscheiden (weiße Substanz). Nur an wenigen Stellen, wie an der Decke des dritten und vierten Ventrikels, bleibt die Hirnwand dünn und epithelial. An anderen bildet sie durch Ausstülpungen die Hypophyse, und die Epi- und Paraphyse (siehe die Fig. 87 und 218). Graue und weiße Substanz sind im Gehirn viel ungleichartiger verteilt als im Rückenmark, sofern sich das die Hirnventrikel begrenzende Höhlengrau und die peripheren Ganglienschichten oder das Rindengrau unterscheiden lassen. Beide sind durch weiße Fasermassen getrennt, welche verdickte Stellen des Rindengraus als Stammganglien abspalten.

Auch im Gehirn entstehen motorische Neurone (siehe unten). Zahlreiche intracerebrale Leitungsbahnen verbinden wie im Rückenmark als Commissuren bilateral symmetrische und homologe graue Hirnteile beider Hirnhälften als längsverlaufende Assoziationssysteme hintereinander in einer Hirnhälfte gelegene graue Massen.

Ich gebe in folgendem die Grundzüge der Entwicklung der einzelnen Hirnteile.

1. Am mächtigsten entfaltet sich die Ausstülpung der Vorderhirndecke zum Großhirn bei den Säugern und bei dem Menschen. Die Hemisphärenanlagen überwachsen die übrigen Hirnteile in kaudaler

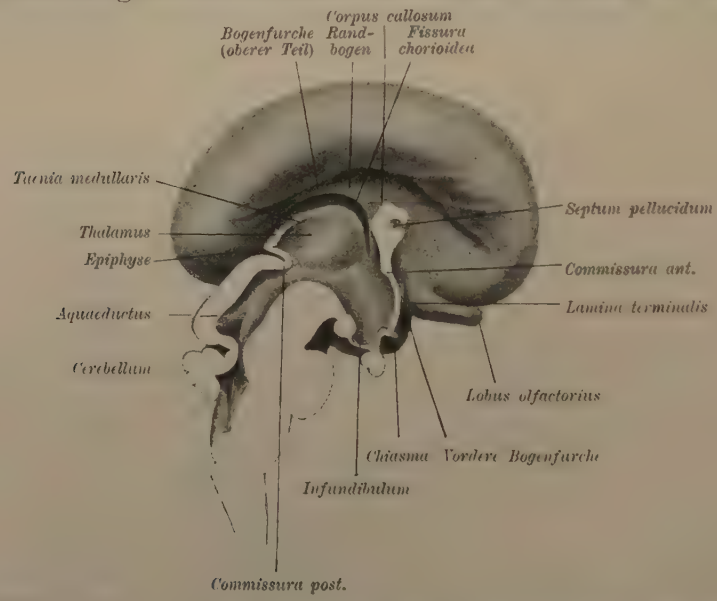



Fig. 215. Mediale Ansicht der median abgetrennten linken Großhirnhemisphäre eines menschlichen Embryos von vier Monaten. Nach Marchand.

Richtung, ohne jedoch bei Säugetieren das Kleinhirn wie bei dem Menschen zu decken (Fig. 215 und 216). Sie werden auch als Hirnmantel dem übrigen Hirnstamm gegenübergestellt. Durch energisches Auswachsen der Seitenteile der Hemisphären im Gegensatze zu dem im Wachstum zurückbleibenden medianen Gebiet entsteht die beide Hemisphären trennende Mantelspalte. In diese wächst später der Sichelfortsatz der Pachymeninx herunter. Die medialen Flächen der Hemisphären platten sich ab und gehen durch die Mantelkante in die konvexen Flächen der Hemisphären über.

Vor dem Foramen interventriculare liegt die im Vergleich zur Hemisphärenwand im Dickenwachstum zurückgebliebene Schlußplatte oder Lamina terminalis (Fig. 214 und 215). Sie bildet einen Teil der Vorderwand des dritten Ventrikels und setzt sich ventral in die

Wand des Trichters fort. Nach vorn verdickt sie sich durch die Entwicklung von senkrecht aufsteigenden Fasern, die sich von beiden Seiten zur Bildung des Gewölbes aneinanderlegen. Quere aus den Hemisphären dicht vor dem Foramen interventrikular hervorwachsende Faserbündel bilden ebenfalls im dritten Monat die rasch nach hinten an Ausdehnung zunehmende Commissura maxima oder den Balken. Die Art und Weise, wie sich zwischen der Unterfläche der Commissura maxima und dem Gewölbe die beiden Blätter das Septum

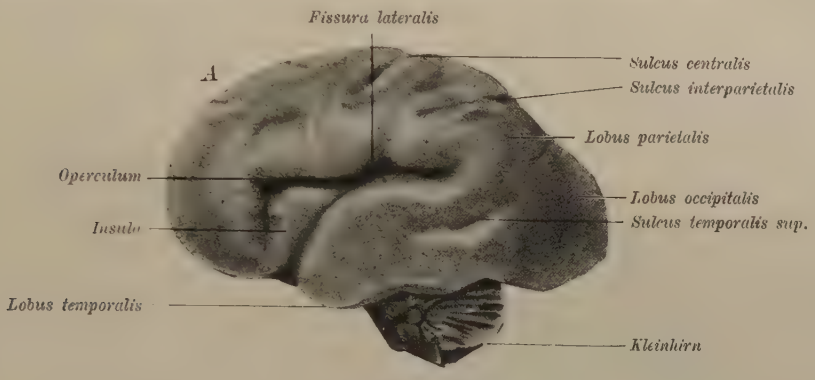



Fig. 216 *A*. Seitenansicht der linken Hirnhälfte eines menschl. Embryos aus der Mitte des 6. Monats Nach Retzius.

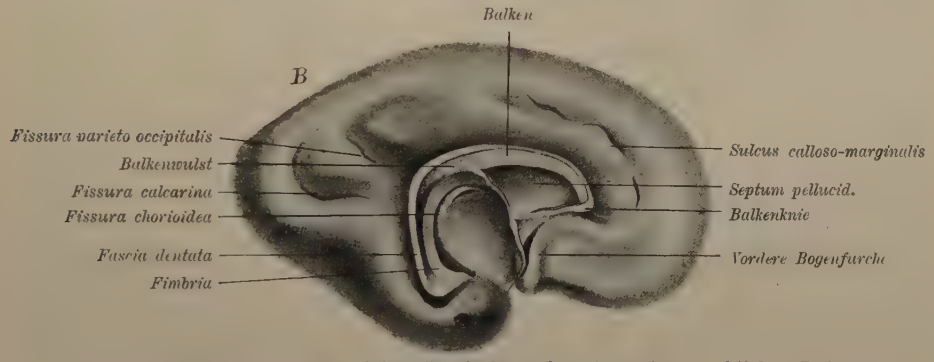



Fig. 216 *B*. Mediale Ansicht der linken Hemisphäre eines 5monat. menschlichen Embryos. Nach Marchand. Vergr. 2:1.

pellucidum und das zwischen ihnen gelegene Antrum septi pellucidi bildet, ist noch nicht ganz klar. Keinesfalls ist das Antrum septi pellucidi mit den Hirnventrikeln gleichwertig, da es nicht wie diese ein Teil der ursprünglichen Höhle der Hirnbläschen ist. Die Massa intermedia des dritten Ventrikels ist die Folge einer teilweisen Verwachsung der medialen Thalamuswand, aber, da keine Nervenfasern in ihr verlaufen, keine Commissur. Ihr gelegentliches Fehlen ist für die Hirnfunktion belanglos.

Auf den anfänglich glatten Hemisphärenwänden treten bei dem Menschen im zweiten und dritten Monate Einfaltungen als Total-

furchen oder Hirnfissuren auf (Fissura lateralis und collateralis, Fissura hippocampi, Fissura calcarina, Fissura chorioidea und Fissura parieto-occipitalis). Ihre gegen die Ventrikelhöhlen vorspringenden Scheitel bedingen die Bildung des Streifenhügels, des Gewölbes, des Ammonshornes, des Calcar avis, der Eminentia collateralis, des Bulbus recessus posterioris und der Tela chorioidea. Diese am fertigen Gehirn stets vorhandenen Fissuren können, da sie zuerst erscheinen, als Primärfurchen von den späteren, erst im Anfang des sechsten Monats auftretenden seichten und mehr variabeln Rinden-, Sekundärfurchen oder Sulci, deren Faltenkante die Innenwand der Hemisphären nicht erreicht, unterschieden werden. Als wichtigste Sekundärfurche tritt erst nach Beginn des sechsten Monats die Zentralfurche auf. Noch später erscheinen die übrigen Furchen. Bei der Geburt sind alle Hauptfurchen an der Hirnoberfläche deutlich. Eine an der medialen Hemisphärenfläche auffallende „Vordere Bogenfurche“ (Fig. 216 *B*) wird als Schrumpfungserscheinung erklärt. Zwischen den Fissuren und Sulci bilden sich die Gyri aus.

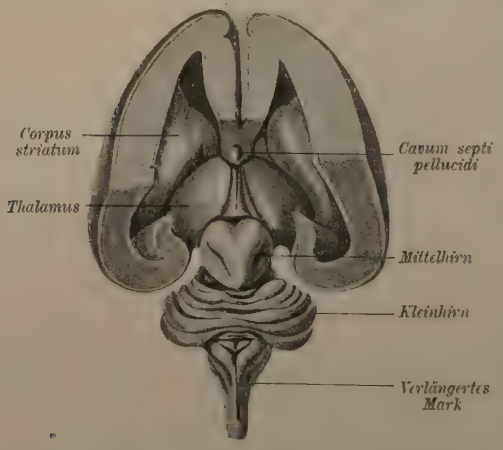



Fig. 217. Gehirn eines menschlichen Embryos von 5 Monaten mit eröffneten Ventrikeln nach Wegnahme des Balkens, des Fornix und der Tela chorioidea superior mit der Epiphyse. Nach Kölliker. Vergr. etwa 1:1.

Als erste Hirnfissur entsteht die Fissura lateralis (Sylvii) an der seitlichen Konvexität der Großhirnanlagen. Der verdickte Boden des Seitenventrikels, das Corpus striatum, sondert sich in den Nucleus caudatus, den Nucleus lentiformis und das Claustrum. Die äußere Fläche des Corpus striatum furcht sich fächerförmig und wird zur Insel. Corpus striatum und Insel gehören zum Hirnstamm. Die Hemisphäre umgibt die Insel als ein nach unten offener Halbring und wird daher auch als Ringlappen bezeichnet. Sein vor der Fissura lateralis gelegener Teil wird zum Stirn-, der hinter ihr gelegene Schenkel zum Schläfenlappen. Die Konvexität des Ringlappens wird Scheitellappen. Der Hinterhauptslappen wird durch die Fissura parieto-occipitalis abgegliedert (Fig. 216 B).

Die Halbringform der Hemisphären bedingt auch eine halbringförmige Umgestaltung ihrer Ventrikel, die außerdem noch durch die einspringenden Kanten der Totalfurchen und durch die Verdickungen des Ventrikelbodens beeinflußt wird. Schließlich bildet jeder Seitenventrikel eine bogenförmige Höhle mit einem in dem Stirnlappen gelegenen Recessus frontalis, einem im Schläfenlappen gelegenen Recessus temporalis und einem im Occipitallappen gelegenen Recessus occipitalis. In den Recessus frontalis ragt der Streifenhügel, in den Recessus temporalis das Ammonshorn, in den Recessus occipitalis der Calcar avis und die Eminentia collateralis wulstartig herein. Zwischen Streifenhügel und Gewölbe bleibt die Pars centralis des Seitenventrikels übrig. Diese Schilderung

ist sofort verständlich. Die aus der Form des Ausgusses der Seitenventrikel entnommene Bezeichnung der Recessus als „Hörner" der Seitenventrikel ist unverständlich und gehört längst in die anatomische Rumpelkammer.

Schon in der fünften Woche entstehen zwei parallele Bogenfurchen auf der medialen Seite des Ringlappens: die Fissura hippocampi und unter ihr die Fissura chorioidea (Fig. 216B). Sie umfassen sichelförmig den Streifenhügel von dem Foramen interventrikulare bis zum Ende des Schläfenlappens und begrenzen den zwischen ihnen gelegenen Randbogen. Die epithelial gebliebenen Blätter der Fissura chorioidea umscheiden die Tela chorioidea anterior, deren Seitenteile durch Wucherung der Blutgefäße zu den Plexus chorioidei laterales werden und den Liquor cerebrospinalis liefern (Fig. 220).

Tractus und Bulbus olfactorius sowie der „Sehnerv" und die Netzhaut sind ausgestülpte Teile der Hemisphärenwand, somit eigentlich Riech- und Sehlappen. Man muß sie deshalb auch richtiger als Rhinencephalon (ῥίς, ῥινός = Nase, ἐγκέφαλος = Gehirn) und Ophthalmencephalon (ὀφθαλμός = Auge) bezeichnen. Das Rhinencephalon oder der Lobus olfactorius des Menschen bleibt im Vergleiche zu dem viel ausgebildeteren mancher Tiere auffallend klein (Fig. 215 und 219). Die Höhle des Rhinencephalon kommuniziert bei dem Menschen vorübergehend, bei manchen Säugetieren, z. B. beim Pferde, zeitlebens mit den Seitenventrikeln.

2. Das Zwischenhirn (Diencephalon, διά = zwischen). Die Seitenwandungen dieses Gebietes verdicken sich zu den Sehhügeln und ihren grauen Kernen derart, daß die Lichtung zu einer senkrecht gestellten Spalte, dem dritten Ventrikel wird. Der dünne Boden des dritten Ventrikels stülpt sich zum Trichter oder Infundibulum aus, dessen Spitze sich in dem hinteren Lappen des Hirnanhangs oder der Hypophyse umwandelt. Diese entsteht, entsprechend dem verschiedenen Aufbau ihrer beiden auch an dem fertigen Organe noch unterscheidbaren Lappen, aus einer größeren vorderen und kleineren hinteren Anlage. Die vordere Anlage bildet sich beim Hühnchen am vierten Tage, beim Menschen in der vierten Woche, als flache, taschenförmige Ausbuchtung des Daches der primitiven Mundhöhle dicht vor dem Rachenhautrest und vor dem vorderen Ende der an die Rachenhaut grenzenden Schädelchorda (Fig. 213 und 218), deren Ende mit der Hypophysenanlage verwachsen kann. Dieser Teil der Hypophyse entstammt somit der Epitheltapete der primitiven Mundbucht, dem Epidermisblatt. Durch Abschnürung von ihrem Mutterboden wird die Hypophysentasche zu dem Hypophysensäckchen, welches durch den Hypophysengang entweder wie z. B. bei den Haien zeitlebens mit dem Mundhöhlenepithel zusammenhängt oder wie bei dem Menschen und den Säugetieren durch die Bildung der Schädelbasis vom Dache der Mundhöhle abgetrennt und an den Boden des Zwischenhirns verlagert wird. Ausnahmsweise kann aber auch noch bei dem Menschen ein den Keilbeinkörper durchsetzender, die Sattelgrube mit dem Dache

der Rachenhöhle verbindender Kanal mit gefäßreichem Gewebe als Canalis craniopharyngeus bestehen bleiben.

Der Hypochysenstiel und das vordere Chordaende können den Mutterboden für Geschwülste bilden.

Die hintere Anlage der Hypophyse, ein Teil der Trichterwand, legt sich der vorderen Anlage an und stülpt sie etwas nach vorn ein.

Das aus einer geschichteten Epithelwand bestehende Hypophysensäckchen treibt nun (beim Menschen gegen Ende des zweiten Monats) schlauchartige Ausbuchtungen, die Hypophysenschläuche. Sie werden von blutgefäßreichem Bindegewebe umscheidet und durchwachsen. Der so entstandene drüsenartige vordere Hypophysenlappen verwächst dann durch Bindegewebe mit dem hinteren, aus dem Trichter hervorgegangenen Lappen, in welchem sich bei niederen Wirbeltieren Nerven-

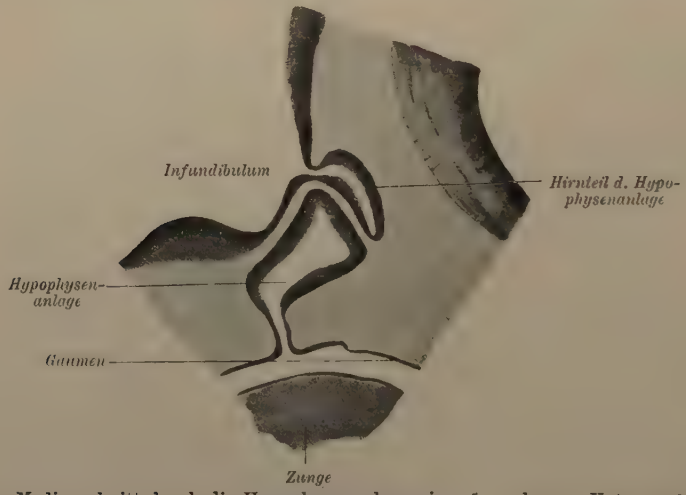



Fig. 218. Medianschnitt durch die Hypophysenanlage eines 1 cm langen Katzenembryos. Vergr. etwa 50:1.

zellen und -fasern ausbilden. Bei den höheren Tieren besteht dieser Teil nur aus Spindelzellen.

Die Decke des Zwischenhirns erhält sich als einfache Epithellage und wird durch die Meninx vasculosa in Gestalt der Tela chorioidea anterior mit den Plexus chorioidei eingestülpt. Das Epithel der Tela chorioidea verbindet sich mit der Oberfläche des Sehhügels durch die aus markhaltigen Nervenfasern bestehenden Taeniae thalami optici.

Bei allen Wirbeltieren stülpt sich die Deckplatte des Zwischenhirnes (beim Menschen im Laufe des zweiten Monats) dort, wo sie in die Mittelhirndecke übergeht, als der kegelförmige, hohle Processus epiphyseos oder Epiphysenfortsatz aus (Fig. 87). Mit seiner Spitze zuerst nach vorn gerichtet, klappt er nachträglich nach hinten um und wird zur Zirbeldrüse oder Epiphyse. Bei den Vögeln

treibt der Epiphysenfortsatz epitheliale Schläuche in seine gefäßreiche bindegewebige Umgebung. Sie werden zu kleinen mit Flimmerzellen ausgekleideten Epithelblasen. Der Stiel der Epiphyse bleibt als trichterförmige Ausbuchtung der Zwischenhirndecke erhalten. In ähnlicher Weise wird die Epiphysenanlage auch bei den Säugetieren in anfänglich hohle, später aber solide Epithelkörper zerlegt, welche von leukocytenähnlichen Rundzellen durchsetzt sind. Bei dem Erwachsenen bilden sich in den Epiphysenfollikeln die als „Gehirnsand" oder Acervulus bekannten Konkremente von kohlensaurem Kalk.

Im Gegensatze zu den Vögeln und Säugetieren trennt sich bei manchen Reptilien von der Epiphysenanlage die Anlage eines Scheitel- oder Parietalorganes. Dessen sehr langer epithelialer Stiel wird zu einer peripheren Hohlknospe, deren bläschenförmiges Ende in dem Foramen interparietale des Scheitelbeins unter der Epidermis liegt. Diese bei jedem Blindschleichenembryo sehr deutliche Stelle ist noch bei dem erwachsenen Tiere leicht an ihrem Pigmentmangel und an der Durchsichtigkeit der Epidermis erkennbar. Während aber die Epiphyse bei den meisten Reptilien ein mit Flimmerzellen ausgekleidetes gestieltes Bläschen bildet, wird es bei den Sauriern zu einem augenartigen Organ, dem Parietalauge. Der Teil des Epiphysensäckchens, welcher der Epidermis anliegt, verdickt sich zu einem linsenartigen Körper, soferne seine Zellen zu einkernigen langen, den Linsenfasern ähnlichen Prismen auswachsen. Außerdem bildet die Wand des Bläschens eine Pigmentschicht und eine Art Netzhaut. Ihre den Stäbchen und Zapfen ähnlichen Zellen stehen durch Nervenfasern, einen Nervus opticus, mit dem Zwischenhirn in Verbindung. Das Ganze ist von gefäßreichem Bindegewebe wie von einer Chorioidea und nach außen von dieser von einer Sclera umgeben. Ob das ursprünglich lichtperzipierende, aber unverkennbar der Rückbildung verfallende Organ auch heute noch als Parietalauge betrachtet werden darf, ist zweifelhaft.

Die etwas später als die Epiphyse vor dem Velum transversum, aus dem Dache des Vorderhirnes, wie es scheint, bei allen Wirbeltierklassen angelegte Paraphyse ($\pi\alpha\varrho\acute{\alpha}$ = neben, Fig. 87) treibt nur bei niederen Wirbeltieren, wie z. B. bei den anuren Amphibien, geschlängelte Ausbuchtungen, die durch ein sehr blutgefäßreiches Bindegewebe zu einem kleinen roten Knötchen zusammengefaßt werden. Bei Vögeln und Säugetieren bleibt sie rudimentär oder bildet sich vollkommen zurück.

3. Die Wandungen des Mittelhirnbläschens verdicken sich gleichmäßig. Seine dadurch beträchtlich verengte Lichtung wird zur Wasserleitung des Gehirnes (Fig. 215). In dem Boden und in den Seitenwänden des dritten Hirnbläschens entstehen die Faserbahnen der Hirnstiele und die Lamina perforata posterior. Das Dach wird durch eine beim Menschen im fünften Monate deutliche Kreuzfurche in die Vierhügel geschieden. Das Großhirn bedeckt allmählich das vorübergehend den höchsten Punkt des Schädels, den Scheitelhöcker, bildende Mittelhirn (Fig. 215).

4. Das Rhombencephalon oder Rautenhirn liefert durch allseitige Verdickung des Daches des Hinterhirnbläschens die Kleinhirnanlage (Fig. 215). Der mediane Teil des in Form eines Querwulstes auftretenden und durch transversale Falten ausgezeichneten Kleinhirnes modelliert sich im dritten Monate beim Menschen zum Wurm. Die rasch wachsenden lateralen Teile werden zu den Hemisphären. Die Furchenbildung beginnt am Wurm, erst nachträglich im vierten Monate folgt die Furchenbildung der Hemisphären. Die Übergangsstellen des vierten Hirnbläschens in das Dach des Mittel- und Nachhirnes bleiben als vorderes und hinteres Marksegel sehr dünn.

Der Boden der Hinterhirnblase verdickt sich im dritten Monate zu einer ventralen Commissur der Brücke, deren Querfasern und Bindearme im vierten Monate deutlich werden.

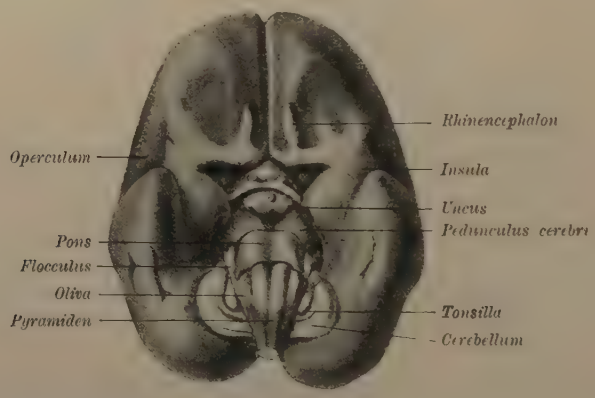



Fig. 219. Ventralansicht des Gehirns eines menschlichen Embryos vom Ende des fünften Monats.

Die Deckplatte des Myelencephalon behält ihren epithelialen Bau, legt sich der ventralen Fläche der Gefäßhaut innig an und bildet mit ihr als Tela chorioidea posterior einen Teil des Daches des rautenförmigen vierten Ventrikels. Lateral hängt die Deckplatte mit den die Rautengrube umgrenzenden Teilen (Obex, Taenia, hinteres Marksegel und Flockenstiel) zusammen.

Die Seitenwand und der Boden des Myelencephalon verdicken sich unter Entwicklung reichlicher Nervenzellen und -fasern zu der schon im zweiten Monate beim Menschen deutlichen Medulla oblongata. An ihr werden die Pyramidenbündel im sechsten, die Oliven schon im dritten Monate deutlich. Anfänglich dicht neben der seichten Medianfissur gelegen, werden sie durch die von den Zentralwindungen durch die innere Kapsel, durch die Basis pedunculi und den Pons jederseits herunterwachsenden Pyramidenbündel seitlich

verlagert. Das Corpus restiforme und die aus den Neuritenbündeln der hinteren Wurzelfasern bestehenden Funiculi graciles et cuneati sind im fünften Monate deutlich erkennbar (Fig. 219).

Die Bildung der Neurone scheint in den letzten Monaten des Embryonallebens beendet zu sein. Die weitere Massenzunahme des Zentralnervensystems geschieht nur durch Größenzunahme der Nervenzellen, weitere Ausbildung und feinere Verästelung ihrer Fortsätze, ferner durch die Hüllen- und Scheidenbildung um die primären Nervenfasern, durch Vermehrung der Stützsubstanz und des Bindegewebes sowie durch die Vermehrung und Erweiterung seiner Blutgefäße.

Die gesamten Hüllen des Gehirnes und Rückenmarkes, die Pachymeninx (παχίς = dicht, fest, μῆνιγξ = Hirnhaut), die Meninx vasculosa und deren Lamina arachnoidea entstehen aus dem Mesoblast durch Abspaltung der inneren Teile des Bindegewebes der häutigen Schädelkapsel.

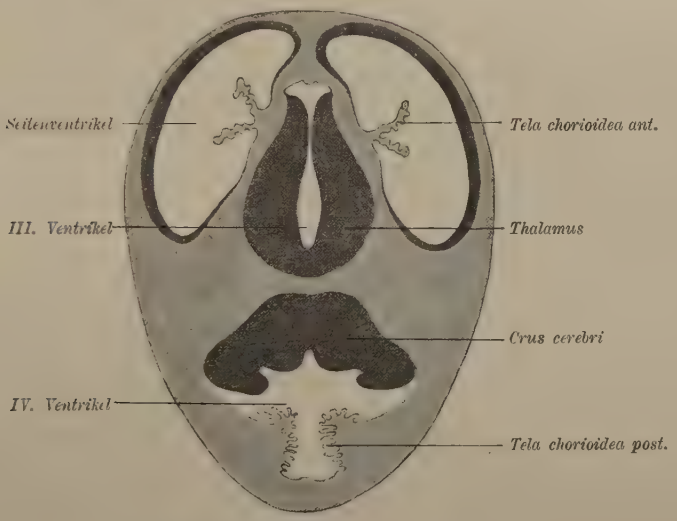



Fig. 220. Schnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryos mit den Anlagen der Tela chorioidea anterior und posterior. Vergr. etwa 4:1.

Die beiden Meningen entwickeln sich aus einer zwischen Skelet und Zentralnervensystem gelegenen Meninx primitiva, welche sich in die Pachymeninx und Leptomeninx (λεπτός = dünn, zart) sondert. Die Leptomeninx scheidet sich unter Bildung der Subarachnoidealräume in die Lamina vasculosa (Pia) und Lamina arachnoidea. Das Foramen ventriculi quarti medium bildet sich beim menschlichen Embryo von 1,9 cm Länge durch Usur des verdünnten Ependyms des vierten Ventrikels und der darüber gelegenen Leptomeninx. Die Sinus entstehen im Stratum externum der Pachymeninx.

Durch Falten der Gefäßhaut, welche rudimentär und epithelial gebliebene Teile der Hirnblasenwand gegen die Ventrikelhöhle einstülpen, entstehen die Telae chorioideae und deren Ader-

geflechte (Fig. 220). Jede Tela chorioidea muß demnach von einer dünnen Epitheldecke, der eingestülpten Hemisphärenwand, bekleidet sein, die man wie die epithelialen Auskleidungen der Ventrikelhöhlen und des Zentralkanals als Ependym bezeichnet.

Die Blutgefäße wachsen mit Bindegewebe von außen in das Gehirn- und Rückenmark ein und führen beiden bindegewebige Massen zu.

## 2. Die peripheren Nerven.

Die motorischen Spinalnerven entspringen in Gestalt der metameren Vorderwurzelfasern aus dem Rückenmark. Jede Wurzelfaser enthält in einer bindegewebigen Scheide die noch nackten und kernlosen Neuriten einer ganzen Gruppe motorischer Ganglienzellen. Jeder auswachsende Neurit verbindet sich schließlich mit einer Muskelfaser des zu demselben Körpersegmente wie der Nerv gehörigen Myotoms. Damit ist das motorische Neuron fertiggestellt.

Die motorischen Hirnnerven wachsen entweder in derselben Weise wie motorische Spinalnerven als Neuritenbündel (Oculomotorius, Trochlearis und Hypoglossus) aus einer ventral gelegenen Reihe oder wie der Facialis, die motorische Trigeminuswurzel, die motorische Vagus-Glossopharyngeuswurzeln und der Accessorius aus einer lateralen Reihe „motorischer Kerne“ aus.

Die motorischen Hirn- und Spinalnerven sind beim Menschen nahezu gleichzeitig und sehr früh gebildet. So sind bei einem 4,4 mm langen menschlichen Embryo alle motorischen Wurzeln bis auf die des Rautenhirnes angelegt. Bei menschlichen Embryonen von etwa 7 mm und bei ebenso großen von der Katze, dem Hunde und Schweine sind alle motorischen Wurzelbündel deutlich.

In dem fünften bis sechsten Monate erhalten die motorischen Nervenfasern des Menschen ihre Markscheiden (siehe S. 282).

Die sensibeln Nerven des Rückenmarkes und Gehirnes entstehen als Neuritenbündel der sensibeln Spinal- und Kopfganglienzellen. Die Spinal- und Kopfganglien bilden sich durch Zerfall der Ganglienleiste in die primären Spinalganglien. Die Ganglienleiste reicht ursprünglich nur bis in die Gegend des Hinterhirnes, verlängert sich dann aber nach vorn und zerfällt jederseits in die Anlagen des Trigeminus-, Acustico-facialis-Glossopharyngeus- und Vagusganglion. Diese primären Ganglienanlagen erreichen durch rasche Zellvermehrung bald eine auffallende Größe und ihre Zellen scheiden sich in Neuroblasten und Scheidenzellen.

Die ursprünglich bipolaren Spinal- und Kopfganglienzellen entsenden je einen zentralen Fortsatz, den Neuriten und einen peripheren Fortsatz, der als sehr langer Dendrit zu betrachten ist und später zu einer markhaltigen Nervenfaser wird. Die Bündel der zentralen Fortsätze wachsen (beim menschlichen Embryo von 4,4 mm, bei Katzen- und Hundeembryonen von etwa 6 mm, und Schweine-

embryonen von 8 mm) als sensible Wurzeln in das Rückenmark oder Gehirn (Fig. 211) ein und bilden im Rückenmark die erste Anlage der bis zur Medulla oblongata reichenden Hinterstränge. Die Vorder- und Seitenstränge erhalten ihre Nervenfasern im wesentlichen aus den Binnenneuronen der Strangzellen.

Der periphere Fortsatz der Spinalganglienzellen legt sich dem motorischen Spinal- oder Hirnnerven an und wächst mit ihm peripher (Fig. 211). Beider Fasern bilden zusammen einen gemischten Spinalnerven. Bei dem Auswachsen werden Plasmodesmen als Brücken benutzt. Nach Ausbildung der Spinalganglienzellen und ihrer Fortsätze spricht man von fertigen oder sekundären Ganglien.

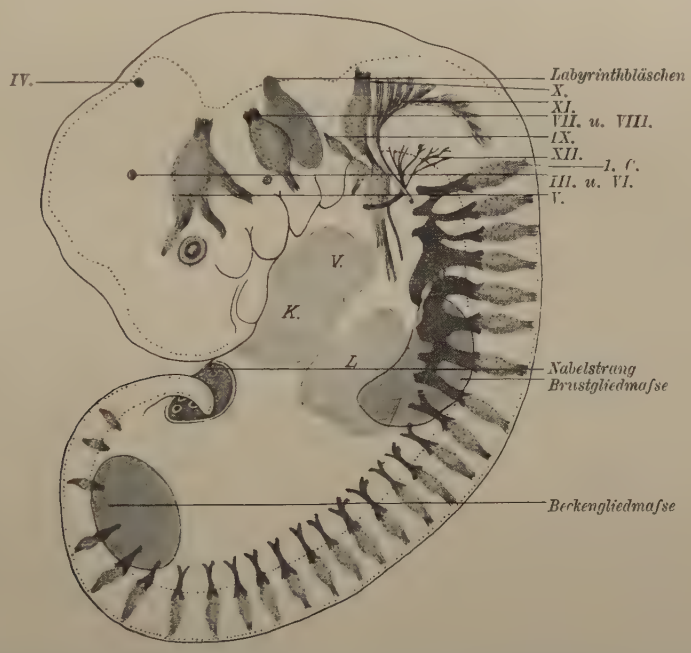



Fig. 221. Schema des peripheren Nervensystems von einem menschlichen Embryo von 6 mm Scheitelsteißlänge. Nach Mall. $L$ = Leber, $K$ = Kammer, $V$ = Vorhof des Herzens.

Die Spinal- und Kopfganglienzellen behalten bei den niederen Wirbeltieren zeitlebens ihre bipolare Form. Bei den höheren Tieren und bei dem Menschen bleiben nur die Zellen des Ganglion cochleare und vestibuli bipolar. Die übrigen dagegen biegen sich entweder derart zusammen, daß die Abgangsstellen ihrer beiden Ausläufer sich bis zur Berührung nähern und dadurch eine scheinbar einheitliche, sich ästig teilende Faser entsteht, oder die Spinalganglienzellen werden durch rankenförmige Schlängelung des Neuriten und wechselnde Ausbildung und Aufknäuelung ihrer Dendriten zu äußerst komplizierten Zellformen umgewandelt.

Das sensible Neuron besteht aus der Spinalganglienzelle, dem zentralen mit Kollateralen versehenen Neuriten mit seinen Endbüscheln sowie dem in verschiedener Weise endenden peripheren Fortsatz oder Dendriten.

Die kernlosen, aus Neuroplasma, aus Neurofibrillen und aus dem einer Crusta entsprechenden Axolemma bestehenden primären oder nackten Nervenfasern können nachträglich zellige Scheiden erhalten, Es treten dann entweder aus der Wand des cerebrospinalen Rohres oder aus den primären Ganglien Zellen aus, vermehren sich lebhaft auf den Neuritenbündeln und wachsen zwischen sie ein. Sich kettenartig hintereinander ordnend umschließen sie dann die Neuriten zuerst hohlziegel-, dann röhrenförmig als Scheidenzellen. Unter sich sind sie nach Art der Epithelien durch Kittsubstanz verbunden. Die so entstandene Hülle, welche in einiger Entfernung vom Ursprung der Neuriten beginnt und meist in einiger Entfernung vor der Nervenendigung aufhört, ist die Schwannsche Scheide der marklosen Nervenfasern. Auch die Spinalganglienzellen erhalten zellige Scheiden.

Es können sich aber auch die sehr lang ausgezogenen Scheidenzellen in eine innere aus Myelin und Hornsubstanz oder Keratin (κέρας = Horn) bestehende Schichte, in die Mark- oder Myelinscheide, und in eine äußere, den Kern und Plasmarest der Scheidenzelle enthaltende Schwannsche Scheide der markhaltigen Nervenfaser oder in das Neurilemm sondern. An den Stellen, wo die Scheidenzellen aneinanderstoßen und verkittet sind, den Ranvierschen Schnürringen, unterbleibt die Markscheidenbildung und es findet sich da eine durchlochte Scheibe zum Durchtritt des Neuriten. Die Markscheide beginnt erst in einiger Entfernung des Neuritenursprungs und endet vor dessen Endteilung. Die zentral verlaufenden markhaltigen Neuriten der Kopf- und Spinalganglienzellen erhalten nur bis zu ihrem Eintritt in das Gehirn und Rückenmark Scheidenzellen. Bei ihnen wird Myelinbildung seitens des Neuriten angenommen. Dort treten an deren Stellen die Gliazellen.

Die sensiblen Hinterwurzeln erhalten ihre Markscheiden viel später als die motorischen Nerven. Umscheidete Nervenfasern heißen im Gegensatze zu den noch nackten primären oder unreifen sekundäre oder reife Nervenfasern.

Die Markscheidenbildung ist bei der Geburt noch keineswegs eine allseitige und fertige. Die Nervenfasern in einer ganzen Anzahl wichtiger Bahnen erhalten ihre Markscheiden erst nach der Geburt und werden damit erst funktionsfähig.

Zu diesen dem Ektoblast entstammenden, die Nervenleitung isolierenden Hüllen gesellt sich dann noch das gefäßhaltige bindegewebige, vom Mesoblast gelieferte Perineurium externum und internum.

Die Neuriten rezeptorischer Neurone enden in Sinnesorganen, die effektorischer Neurone in Drüsenzellen mit Endschlingennetzen oder -büscheln teils an, teils in den Zellen. An den quergestreiften Muskeln liegt die eigentliche Endigung unter dem Sarcolemma in der Substanz der Muskelfaser. In diesem Falle kann man von einer Endigung durch Einbettung sprechen.

Die zehn Hirn- oder Kopfnervenpaare — das Rhinencephalon und Ophthalmencephalon wird bei der Entwicklung des Riech- und Sehorganes weiter berücksichtigt — werden nach ihren Hauptstämmen in die Trigeminus- und Vagusgruppe unterschieden.

Neben den später rein motorischen Augenmuskelnerven bestehen, namentlich deutlich bei Selachiern, aber auch bei Säugern (z. B. am Oculomotorius der Katze) kurze Zeit dorsale Ganglienanlagen, welche sich aber bald zurückbilden.

Ebenso entsteht der Hypoglossus aus motorischen und sensiblen Wurzeln mit dorsalen Ganglien. Letztere atrophieren in der Regel, können aber ausnahmsweise vereinzelt zeitlebens in abortiver Form bestehen. Der Hypoglossus der Säugetiere und des Menschen entspricht also einem durch Konkreszenz aus mindestens drei ventralen Wurzeln zu einem Nervenstamm zusammengefaßten Spinalnervenkomplex mit atrophischen sensiblen Elementen.

Die im Vergleich zu der schwachen motorischen sehr kräftige sensible Trigeminuswurzel entsteht aus dem einem Spinalganglion entsprechenden Ganglion semilunare. Es entsendet seine peripheren Äste als Ramus ophthalmicus, maxillaris und mandibularis zum Auge, Ober- und Unterkiefer. Die diesen Ästen angeschlossenen Ganglien (ciliare, sphenopalatinum, oticum und submandibulare) entsprechen sympathischen Ganglien des Kopfes. Unklar ist noch, ob der Trigeminus nur einem oder mehreren Spinalnerven entspricht.

Der Facialis ist der Nerv des Hyoidbogens, des Musculus subcutaneus colli und der Gesichtsmuskeln. Sein Ganglion geniculi enthält spinale Ganglienzellen. Der Facialis ist also ein gemischter Nerv.

Das Akusticusganglion entsteht aus der Ganglienleiste an der Seitenfläche des Rhombencephalon medial von dem Gehörbläschen. Der Akusticus entspricht der hinteren Wurzel eines Spinalnerven. Das Ganglion zerfällt in das Ganglion vestibuli und cochleae. Der aus dem Ganglion tretende Stamm liegt unmittelbar an der Vorderwand des Labyrinthbläschens, an welcher sich alle Nervenendstellen mit Ausnahme der Ampulle des hinteren Bogenganges entwickeln. Die aus dem Ganglion zentral verlaufenden Fasern wachsen in das verlängerte Mark ein.

Der Glossopharyngeus enthält motorische Fasern aus dem Seitenhornstrang und sensible aus dem Ganglion jugulare und petrosum, welche zusammen einem Spinalganglion entsprechen. Die

sensibeln und motorischen Wurzeln bilden den gemischten typischen Nerven des dritten Visceralbogens.

Der Vagus entsteht aus einer Reihe von Wurzelfasern längs des Rautenhirns. Seine Ganglien (G. jugulare und nodosum) entsprechen Spinalganglien. Sein Stamm verästelt sich unter Aufnahme von Accessoriusbündeln (daher Vago-accessorius) am Kehlkopfe, der Luftröhre, dem Ösophagus, dem Herzen, der Aorta und Jugularis, dem Magen, der Leber und im Plexus coeliacus. Die kaudale Verlagerung dieser ursprünglich dicht hinter der Kopfgegend gelegenen Organe erklärt die zum Teil sehr auffallende nachträgliche Verlaufsweise mancher Vagusäste, so z. B. des Ramus recurrens.

Der Nervus accessorius entspringt bei allen Amnioten aus einem im Rückenmarke gelegenen Accessoriuskern, der entweder von dem Vorderhorne des Rückenmarkes abgespalten oder von dem verlängerten Marke in das Halsmark heruntergewachsen ist, und einem „cerebralen Teil". Bei den Sauropsiden stehen 2—3, bei Säugetieren 4—5 Marksegmente zu diesem Kerne in Beziehung. Die motorischen Accessoriuswurzeln schließen sich den sensibeln Wurzeln an und bilden deren visceromotorische Fasern. Die Scheidung in einen N. accessorius vagi und spinalis wird neuestens vom vergleichend anatomischen Standpunkte aus angefochten und als Accessorius bei Säugetieren nur der spinale Teil des Nerven bezeichnet. Der cerebrale Teil des „Accessorius" wird dagegen zum Vagus gerechnet.

Die Vagus-accessorius-Gruppe (IX.—XI. Hirnnerv) entspricht einer ganzen Anzahl von Visceral- resp. Kiemenbogennerven bei Fischen. Mit dem Schwund der Kiemenbogen bei den Amnioten erleiden auch deren Nerven eine mehr oder minder bedeutende Rückbildung. Immerhin darf man den N. laryngeus superior mit seinem Ramus externus dem vierten und fünften Visceralbogen zurechnen. Der Nerv des sechsten, nur abortiven Visceralbogens ist geschwunden; der Nervus recurrens vagi wird als Nerv für einen siebenten bei den höheren Wirbeltieren nicht mehr vorhandenen Bogen betrachtet.

Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus und Vagus treten durch ihre Ganglien oder durch ihre peripheren Stämme vorübergehend an dem dorsalen Rand der Kiemenspalten mit dem Epidermisblatt in Kontakt. An diesen Stellen verdickt sich das Epidermisblatt zu sogenannten „Kiemenspaltenorganen", deren Bedeutung noch zweifelhaft ist.

## Sympathicus.

Die Zellen der sympathischen Neuronen entstammen den ventralen Enden der Spinalganglien. Von diesen lösen sie sich ab und bilden schon bei menschlichen Embryonen vom Ende des ersten Monats einen kontinuierlichen sympathischen Strang, der in dem Mesoblast rechts

und links von der Aorta liegt (Fig. 211). Unter Auswachsen der Neuriten und Dendriten sondert sich die Sympathicusanlage allmählich in die einzelnen Ganglien und in die sie verbindenden Faserbündel. Der so entstandene Grenzstrang des Sympathicus reicht vom Ganglion ciliare bis zum Ganglion impar an der Schweifspitze. Die in der Brust- und Bauchhöhle in den sympathischen Plexus vorhandenen Ganglien sind von denen des Grenzstranges abzuleiten. Außerdem gehen die Neuriten des sympathischen Systemes vielfache Beziehungen zu dem cerebrospinalen Nervensystem (z. B. durch die Rami communicantes) ein und verästeln sich peripher vorwiegend in der glatten Muskulatur. Die Scheidenzellen bilden um die marklosen sympathischen Fasern nur eine Schwannsche Scheide. Im zentralen Nervensystem besitzen die Sympathicusfasern keine Scheide. Das neben den sympathischen Nervenzellen bei allen Wirbeltieren in paarigen Reihen zu beiden Seiten der Aorta vorkommende parasympathische Gewebe besteht aus phäochromen (φαιός = braun, χρῶμα = Farbe), d. h. sich in Lösungen chromsaurer Salze intensiv braun färbenden Zellen. Diese durch ihre den Blutdruck erhöhende Leistung zum Leben nötigen Zellen entstammen demselben Bildungsgewebe wie die sympathischen Nervenzellen, differenzieren sich aber sehr früh, finden sich dann entweder vereinzelt oder in Haufen und werden wie die sympathischen Zellen von feinen Nervengeflechten umsponnen.

Ich habe in Vorstehendem mich zur Neuronentheorie bekannt, weil sie mir nach jeder Richtung hin am besten fundiert scheint. Ich bin mir aber gleichzeitig wohl bewußt, daß wir bezüglich der Untersuchung der interneuralen und der terminalen Verbindungen an den Grenzen der Leistungsfähigkeit unserer Technik und unserer Mikroskope stehen. Auch darf man wohl daran denken, daß in dem so kompliziert und verschiedenartig arbeitenden Nervensystem verschiedene Arten interneuronaler und terminaler Verbindungen möglich sind.

Die Kettentheorie, nach welcher sich die Nervenfaser aus hintereinander gelegenen Zellreihen in einen segmentierten Neuriten und seine Scheiden differenzieren soll, die Theorie der Plasmodesmen, nach der infolge unvollständiger embryonaler Zellteilung ein ursprünglicher Zusammenhang der Nervenelemente mit ihren Endorganen besteht, sowie die Lehre, daß die Nervenzellen untereinander und mit ihren Endorganen durch kernführende syncytiale Netze zusammenhängen, sind alle, abgesehen von anderen Einwänden, durch den auch experimentell erbrachten Nachweis aus den Nervenzellen auswachsender nackter, kernloser Fasern mit deutlichen Wachstumskeulen widerlegt. Ebensowenig kann ich die Lehre, daß die durch embryonale Zellteilung zuerst vollkommen getrennten Nervenzellen und Endorgane noch vor der Differenzierung der Nervensubstanz in einen sekundären, plasmatischen Verband miteinander treten, der nachträglich zur nervösen Verbindung führen soll, anerkennen.

## III. Entwicklung der Sinnesorgane.

Die funktionell wichtigsten Teile der Sinnesorgane sind die Sinneszellen oder Neuroepithelien. Sie entstehen, mit Ausnahme des Sehorganes, aus dem allen Reizen der Außenwelt aus-

gesetzten Epidermisblatt und liegen entweder in diesem zerstreut oder werden zu Gruppen angeordnet und mehr oder minder in die Tiefe verlagert. In diesem Falle bilden sich um sie aus dem Mesoblast Blutgefäße sowie Schutz- und Hilfsorgane. Immer aber bleibt das Neuroepithel nicht nur bestimmend für die qualitative Leistung der einzelnen Sinnesorgane (Geruchs-, Geschmacks-, Tast-, Temperatur-, Gesichts- oder Gehörleistung), sondern es bildet auch den Teil des Sinnesorganes, in dessen Dienst alle übrigen accessorischen Hilfs- und Schutzapparate gestellt sind.

### 1. Die Sinnesorgane der Haut.

bestehen im einfachsten Falle aus freien Endbüscheln zwischen den Epidermiszellen, oder es legen sich marklose Nervenendschlingen an Epidermiszellen an (so z. B. an Tastzellen), oder es werden Epidermiszellen in die Cutis verlagert und zusammen mit den an sie herantretenden Nerven von bindegewebigen Hüllen umkapselt. So entstehen gewisse Nervenendkörperchen (Grandrysche Körperchen, Tastkolben, Tastkörperchen). Endlich können die aus Bindegewebe um die Nervenenden gebildeten Hüllen, wie an den Lamellenkörperchen (Herbstsche Körperchen der Vögel, Vater-Paccinische Körperchen), nachträglich durch Lymphstauung in einzelne Lamellen zerlegt werden.

Schon bei dem menschlichen Embryo von sieben Monaten sind die verschiedenen Nervenendkörperchen in der vom Erwachsenen bekannten Menge deutlich erkennbar.

Die Nerven des Endapparates in den Haarbälgen wachsen gegen Ende der Gravidität und in den ersten Wochen nach der Geburt horizontal in den bindegewebigen Balg ein und verästeln sich vertikal unter seiner Glashaut, wo sie Tastmenisken bilden. Außerdem dringen noch freie Enden zwischen die Epithelien der äußeren Wurzelscheide ein. Die Papille enthält nur vasomotorische Nervenfäserchen.

Die Nervenendfasern in allen diesen Gebilden entsprechen einem Dendritenbüschel des peripheren Ausläufers einer Spinal- oder Kopfganglienzelle.

### 2. Das Geschmacksorgan.

Die in der Schleimhaut der Zunge, des Gaumens und des Kehldeckels gelegenen Geschmacksknospen legen sich beim Menschen im dritten Embryonalmonat an. Gewisse Zellgruppen des Stratum basale zeigen dann ein helleres Aussehen als die Epitheldecke der Mund- und Gaumenschleimhaut, strecken sich und spitzen sich unter Verdrängung des übrigen Epithels nach oben zu. Sehr früh treten Nervenfasern an diese Anlagen der Geschmacksknospen heran. Später

reichen die Knospenanlagen bis an die Oberflache des Epithels heran und erhalten durch Konvergenz ihrer distalen und proximalen Zellenenden ihre charakteristische Form.

Die Sonderung der Knospenzellen in Schmeck-, Stütz- und Basalzellen tritt erst in den letzten Monaten des intrauterinen Lebens ein. Gleichzeitig wird die Begrenzung der Knospen gegen das benachbarte Epithel schärfer. Der Geschmacksporus entsteht durch Dickenzunahme des Epithels rings um die Knospen, deren peripheres Ende so an den Boden eines kurzen und engen Kanales, des Poruskanales, zu liegen kommt.

Die Knospen treten zuerst an der Oberfläche und an den Seiten der Papillen auf. Die oberflächlichen Knospen bilden sich aber in der Folge unter dem Einfluß eingedrungener Leukocyten an den umwallten Papillen und an den Papillae fungiformes meist wieder zurück.

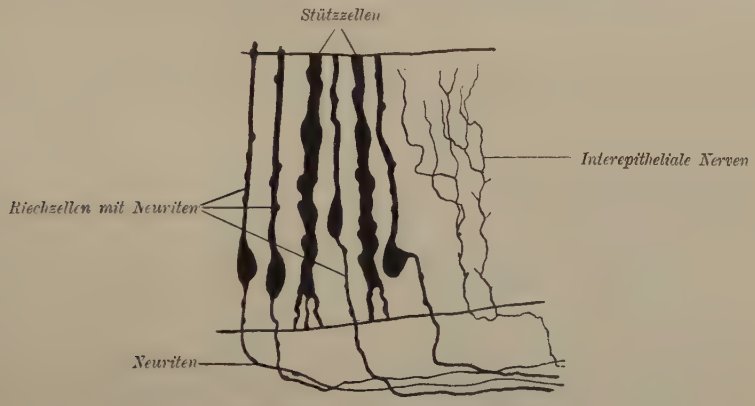



Fig. 222. Stütz- und Riechzellen einer neugeborenen Katze. Vergr. etwa 350:1.

Die Nerven wachsen aus den unter den Knospen im Bindegewebe gelegenen Ganglienzellen als intergemmale Fasern in die Epidermis zwischen den Knospen, als intragemmale Fasern in die Knospen selbst ein und enden da frei zwischen deren Zellen.

### 3. Das Geruchsorgan.

entsteht aus dem Grunde der Riechsäcke (S. 154) dicht unter der Schädelbasis und unter dem Rhinencephalon. Das Epithel am Grunde der Riechsäcke sondert sich nach Bildung der Nasenhöhle in das flimmernde respiratorische Epithel und das Riechepithel in dem Bereich der oberen Muschel und der entsprechenden Region des Septums. In dieser Regio olfactoria scheidet sich das Epithel weiter in Spongioblasten und in Neuroblasten sowie in das Epithel der Bowmanschen Drüsen.

Die Neuroblasten werden zu den charakteristischen Riechzellen. Ihre Neuriten wachsen als Fila olfactoria zentripetal in den Bulbus olfactorius ein und umspinnen dessen Nervenzellen mit ihren Endbüscheln. Die Spongioblasten werden zu den charakteristischen Stützzellen mit gegabelten Basalfortsätzen. Außerdem wandern während der Entwicklung des Riechnerven Zellen aus dem Epithel des Riechfeldes aus und werden zu Scheidenzellen für die Fila olfactoria.

Auch in der medialen Wand des Organon vomeronasale entstehen Riechzellen, von denen bei Tieren wohlentwickelte Olfactoriusfasern ausgehen. In die ganze Nasenschleimhaut wachsen außerdem sensible Fasern des ersten und zweiten Trigeminusastes ein und enden oberflächlich zwischen den Epithelien. Ebensolche Fasern finden sich auch in der lateralen Wand des Organon vomeronasale von Säugetieren, z. B. beim Schafe.

## 4. Das Gehörorgan.

### Labyrinth.

Von den zum Gehörorgan zusammentretenden Teilen sind die wichtigsten das Labyrinth mit den Endausbreitungen des Hörnerven an den Hörzellen des Organon spirale und an den Haarzellen der Gleichgewichtsorgane (Utriculus mit Bogengängen und Sacculus).

Die Anlage des Labyrinthes bildet bei allen Wirbeltieren eine rechts und links vom Nachhirne und dorsal von der ersten Visceralspalte auftretende Verdickung des Epidermisblattes, die Hör- oder Labyrinthplatte. Sie setzt sich durch ihre schlanken Zellen gegen die kubischen Epidermiszellen ab und senkt sich alsbald als Hör- oder Labyrinthgrube in das unter ihr gelegene Mesenchym ein (Fig. 109, 223 und 224).

Unter dem Boden des Hörgrübchens entsteht ein Haufen von Ganglienzellen, das Ganglion acusticum. Das Grübchen vertieft sich, seine Ränder verwachsen und das so entstandene epitheliale Säckchen löst sich von dem Epidermisblatt und wird vollkommen vom Mesenchym umkapselt. Damit ist bei menschlichen Embryonen von der dritten Woche das Hörbläschen oder die epitheliale Grundlage des Labyrinthes gebildet worden.

Das Labyrinthbläschen enthält eine klare Flüssigkeit, die Endolymphe, welche mit zunehmender Geräumigkeit des Bläschens ebenfalls an Menge zunimmt. Die spätere komplizierte Form des Labyrinthes entsteht durch Faltungen und Abschnürungen an der Säckchenwand (Fig. 225).

Zunächst bemerkt man an der medialen Seite der dorsalen Wand eine Ausbuchtung, den Recessus labyrinthi oder Ductus endolymphaticus. Er verlängert sich und verbindet bei Selachiern zeitlebens die Säckchenhöhle mit der Körperoberfläche. Bei Amnioten läuft er in ein gestieltes, blind endigendes Bläschen aus. Ventralwärts streckt sich das Hörbläschen und treibt eine mediale Ausbuchtung, die erste Anlage des Schneckenganges oder den Ductus cochlearis. Seiner konkaven Seite schmiegt sich das Ganglion acusticum an (Fig. 225). Eine an der medialen Seite über dem Schneckengang einspringende Falte scheidet nachträglich einen dorsalen Abschnitt, den späteren Utriculus oder Schlauch mit den Bogengängen von dem ventralen Reste des Hörbläschens, aus dem sich das Säckchen oder der Sacculus und die Schnecke bilden. Diese letztere grenzt sich gegen den Sacculus durch den engen Ductus reuniens ab. Utriculus und Sacculus sondern sich bis auf den engen beide verbindenden Ductus utriculo-sacculari s, der außerdem auch noch den Ductus endolymphaticus aufnimmt (Fig. 228).

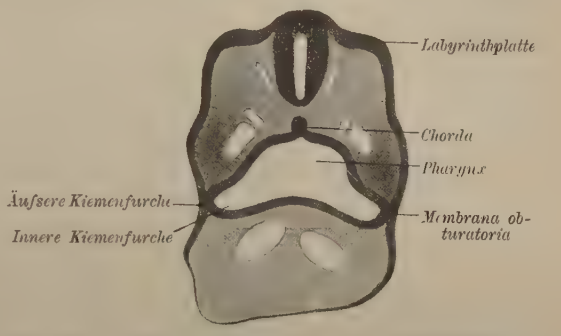



Fig. 223. Schnitt durch den Kopf eines Schafembryos von 16 Tagen und 22 Stunden mit 17 Urwirbelpaaren und deutlicher Gehörplatte. Vergr. etwa 50 : 1.

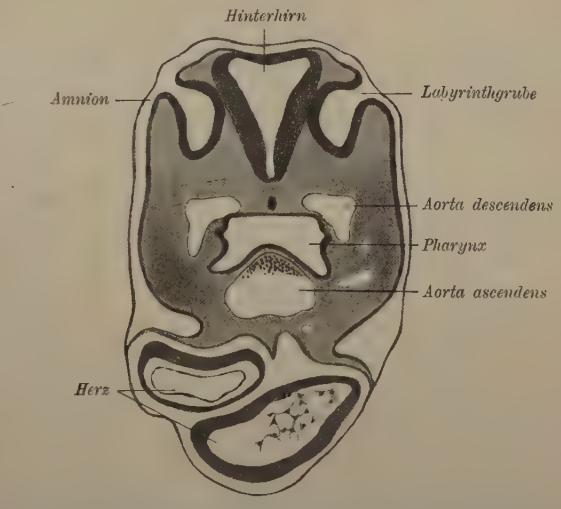



Fig. 224. Schnitt durch den Kopf des Hundeembryos Fig. 104 mit 16 Urwirbelpaaren. Labyrinthgrübchen dem Verschluß nahe. Vergr. etwa 50 : 1.

Der nur kurze und leicht gekrümmte Canalis cochlearis rollt sich bei den Säugetieren und bei dem Menschen in $2^1/_2$ immer enger werdenden Spiraltouren auf. In der achten Woche zeigt der Schneckengang schon eine ganze Windung, in der 11.—12. Woche sind beim menschlichen Embryo die Schneckenwindungen fertig. Die Basalwindung bildet in der Nähe des Canalis reuniens das kleine blindsackförmige Caecum vestibulare.

Der Schneckenkanal endet in dem Kuppelblindsack oder Caecum cupulare.

Die drei Bogengänge legen sich als flache taschenartige Ausstülpungen der Wand des Gehörbläschens an (Fig. 226). Ihre beiden Epithelblätter verkleben miteinander bis auf den freien sich röhrenförmig erweiternden bogenförmigen Rand. Der mittlere solide, plattenförmige Teil der Ausstülpung, der wie ein Gekröse die verdickten Ränder mit der Wand des Utriculus verheftet, wird von Bindegewebe durchwachsen und verschwindet. Damit sind die peripheren Kanäle zu den Bogengängen geworden, welche nur an ihren Mündungen noch mit dem Utriculus zusammenhängen. Die beiden senkrechten

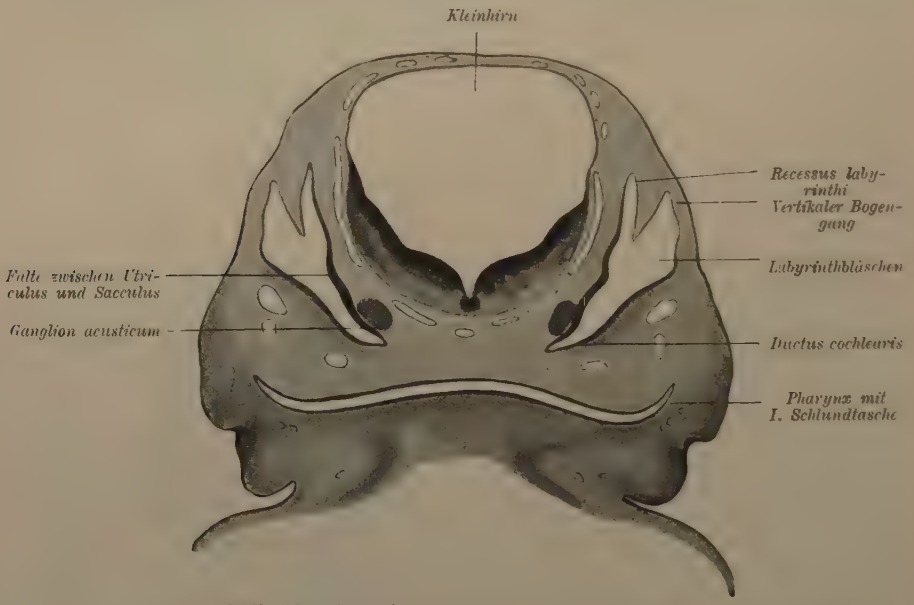



Fig. 225. Schnitt durch die Ohranlage eines Hundeembryos von 25 Tagen. Vergr. etwa 30:1.

Bogengänge legen sich zuerst und zwar zusammen aus einer einzigen größeren taschenförmigen Ausstülpung an. Ihre beiden freien Mündungen erweitern sich zu den Ampullen, die beiden übrigen Mündungen senken sich gemeinsam in den Utriculus ein. Der horizontale Bogengang entsteht später und von den vorigen unabhängig. Er bildet an seinen beiden Enden je eine Ampulle aus.

Gleichzeitig mit diesen Veränderungen sondert sich auch das Epithel der Labyrinthanlage. Flache oder kubische Epithelzellen bilden die Auskleidungen der Bogengänge, des Sacculus und Utriculus sowie des Labyrinthanhanges. An der Cristae, den Ampullen der Bogengänge und an den Maculae im Sacculus und Utriculus verlängern sich gewisse Zellen zu zylindrischen oder

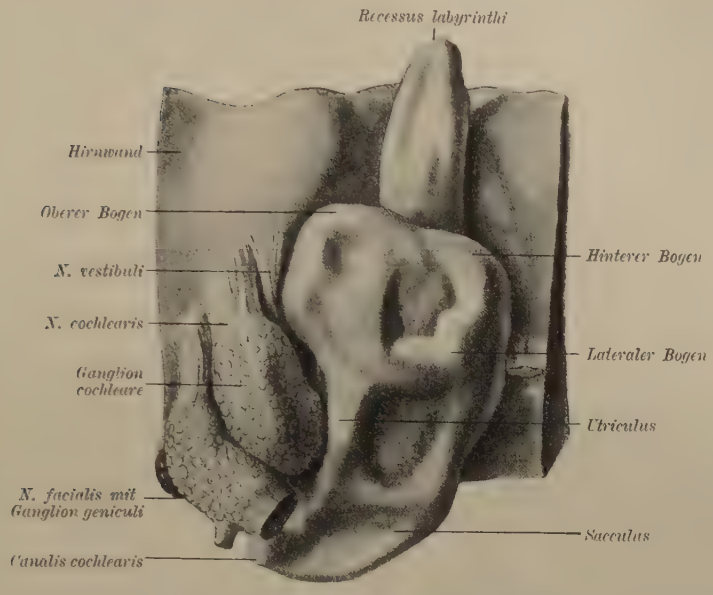



Fig. 226. Modell der Labyrinthanlage eines menschlichen Embryos aus der fünften Woche von 10,2 mm Nackensteißlänge. Nach His-Ziegler.

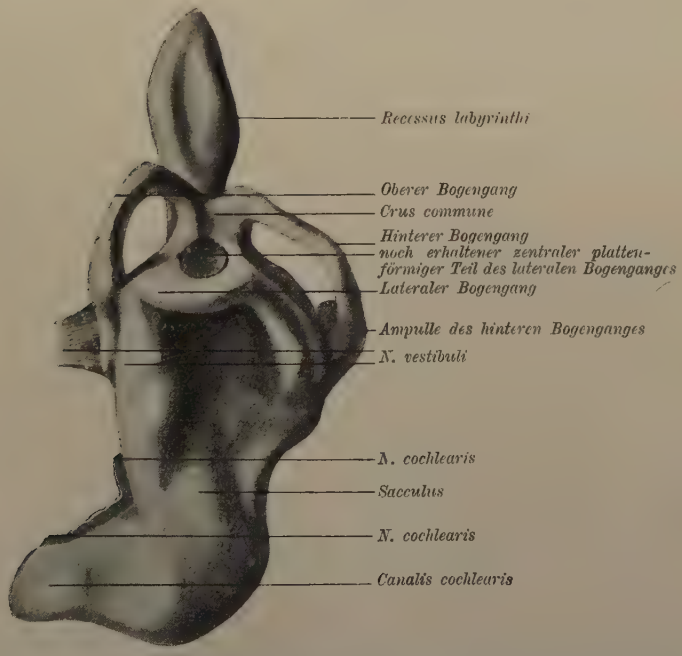



Fig. 227. Anlage des Labyrinthes eines menschlichen Embryos von etwa fünf Wochen und 13,5 mm Nackensteißlänge. Nach His-Ziegler.

spindelförmigen Stützzellen und zu birnförmigen Haarzellen, die an ihrem freien Ende mit einem Haarpinsel in die Endolymphe hereinragen. Über ihnen entstehen in der Endolymphe die Hörsteine oder Otolithen (οὖς = Ohr, λίθος = Stein) als prismatische Kristalle von kohlensaurem Kalk.

Ganz besonders kompliziert ist die Anlage des Organon spirale oder des Cortischen Organes in der Schnecke. Das Neuroepithel an dem Boden des Schneckenkanales scheidet sich in die äußeren und inneren Hörzellen und in die verschiedenartigen Stützzellen (Pfeilerzellen, Deiters'sche Zellen usw.). Auf den Hörzellen wird die Membrana tectoria schon bei menschlichen Embryonen vom Ende

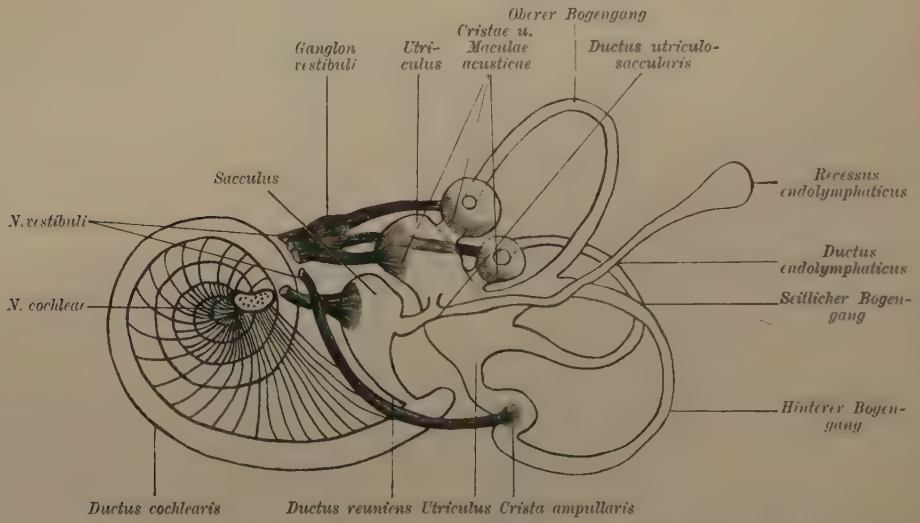



Fig. 228. Schema des rechten Labyrinthes mit seinen Nerven von innen. Nach Toldt.

des dritten Monats deutlich. Sie scheint als fibrilläre kutikulare Ausscheidung von den Härchen der Hörzellen aus zu entstehen.

Seine volle Ausbildung erreicht das Organon spirale erst nach der Geburt.

Durch die Sonderung der häutigen Labyrinthanlage in den Sacculus und Utriculus einerseits und in die Schnecke anderseits wird auch das Ganglion acusticum in das Vorhofsganglien, Ganglion vestibuli, und in das Schneckenganglion, Ganglion cochleae, zerlegt. Das Ganglion cochleae wird durch die Verlängerung und Aufrollung des Schneckenganges zu einer dünnen spiralig angeordneten Schichte von Nervenzellen, dem Ganglion spirale, ausgebreitet und bis zum Caecum cupulare aufgerollt.

Die peripheren Fasern oder die Dendriten der Nervenzellen des Ganglion vestibuli stehen als Nervus vestibuli durch ihre End-

büschel mit den Haarzellen der Cristae und Maculae, die des Ganglion cochleae als Nervus cochleae mit den Hörzellen des Organon spirale in Kontakt. Die Neuritenbündel beider Ganglien vereinigen sich zum Nervus acusticus und senken sich als Hörstreifen oder Striae acusticae in den Boden des vierten Ventrikels ein.

Das Labyrinthepithel ist zunächst in Mesenchym eingebettet, das sich allmählich in folgende Schichten sondert: 1. Die dünne gefäßhaltige Bindegewebshülle, welche das Epithel einschließt und später die sehnenartig dichte Wand des häutigen Labyrinthes bildet. 2. Nach außen von ihr besteht eine aus Gallertgewebe hervorgegangene Schichte lockeren Bindegewebes, durch dessen Schwund die perilymphatischen Räume um das häutige Labyrinth entstehen. 3. Dann folgt die knorpelige Ohrkapsel mit ihrem Perichondrium. Aus der Knorpelkapsel entsteht nur spongiöser Knochen. 4. Das spröde und harte knöcherne Labyrinth nach außen von den perilymphatischen Räumen wird durch Ossifikation seitens des in Periost umgewandelten Perichondriums gebildet. Ende des sechsten Monats ist beim Menschen das ganze Labyrinth allseitig von Knochen umschlossen. Das runde und das ovale Fenster sind unverknorpelte und bindegewebig gebliebene Stellen der Ohrkapsel. Die bindegewebige gefäßhaltige Wand des häutigen Labyrinthes entspricht der weichen, das Periost der harten Hirnhaut, die perilymphatischen Räume sind gleichwertig mit den subduralen und subarachnoidalen Lymphräumen des Gehirnes.

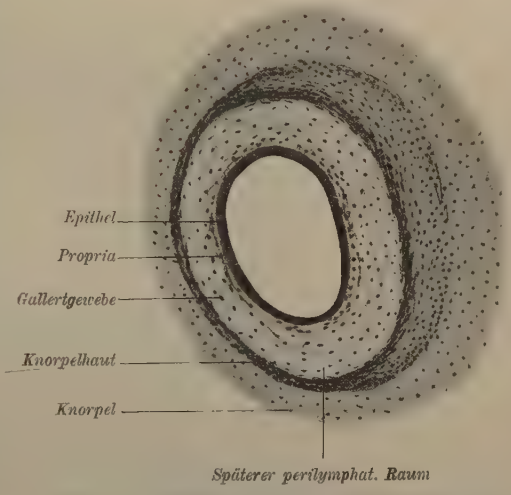



Fig. 229. Querschnitt durch den äußeren Bogengang eines 8 cm langen Rindsembryo. Vergr. etwa 120 : 1.

Die perilymphatischen Räume der Bogengänge, des Utriculus und Sacculus entstehen durch Lückenbildung in dem nach außen von dem häutigen Labyrinth gelegenen Mesenchym. Unter Auflösung der Mesenchymzellen konfluieren diese Lücken zu immer größeren Räumen. Sie werden nur noch von vereinzelten Spannfaserbündeln durchzogen, welche die Außenfläche des häutigen Labyrinthes an das Periost fixieren.

Die perilymphatischen Räume der Schnecke entwickeln sich beim Menschen Ende der dritten Embryonalwoche zwischen der

bindegewebigen Wand des Schneckenkanals und dem Perioste der Schneckenwand durch Schwund des innerhalb der Knorpelkapsel über und unter dem Schneckenkanal gelegenen Bindegewebes. So entsteht unter dem Schneckenkanal die Scala tympani oder Paukentreppe und über dem Schneckenkanal die Scala vestibuli oder Vorhofstreppe. Gleichzeitig zeigt der anfänglich rundliche Schneckenkanal dreiseitigen Querschnitt. Seine untere jetzt ebene Wand wird zur Membrana basilaris. In ihr entsteht im Anschluß an die verknöcherte Spindel oder den Modiolus die Lamina basilaris ossea. Der unverknöcherte Teil hängt als Lamina spiralis membranacea durch das Ligamentum spirale mit der

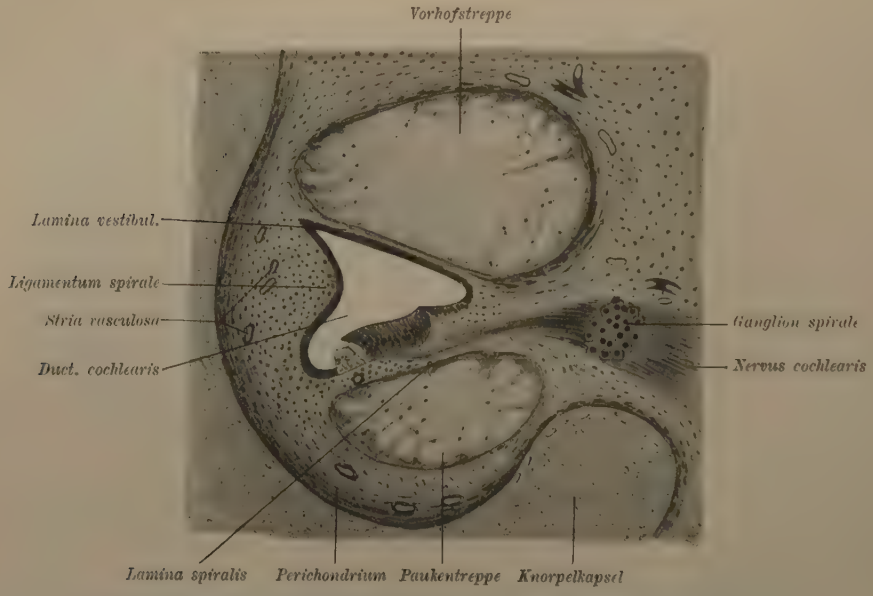



Fig. 230. Querschnitt des Schneckenkanals und seiner perilymphatischen Räume (Vorhofs- und Paukentreppe) von einem 10 cm langen Hundeembryo. Vergr. etwa 120 : 1.

Innenfläche der knöchernen Schnecke zusammen. Die obere Seite des Schneckenganges bildet nur noch eine dünne von flachem Epithel überzogene Platte, die Membrana vestibularis oder Reissneri (Fig. 230).

Das ganze System der das Labyrinth umhüllenden perilymphatischen Räume steht durch den im Aquaeductus cochleae liegenden Ductus perilymphaticus in direkter Verbindung mit den Subarachnoidealräumen des Gehirns, während das System der endolymphatischen Räume allseitig geschlossen ist.

## Mittelohr oder Cavum tubotympanicum.

Die Paukenhöhle, die Ohrtrompete und das Trommelfell entstehen bei den Amnioten aus der ersten Schlundtasche, in deren nächster Nähe das Gehörbläschen nach seiner Abschnürung vom Epidermisblatte liegt. Die Membrana obturatoria dieser Tasche bricht nur am oberen Ende durch. Damit ist eine röhrenförmige,

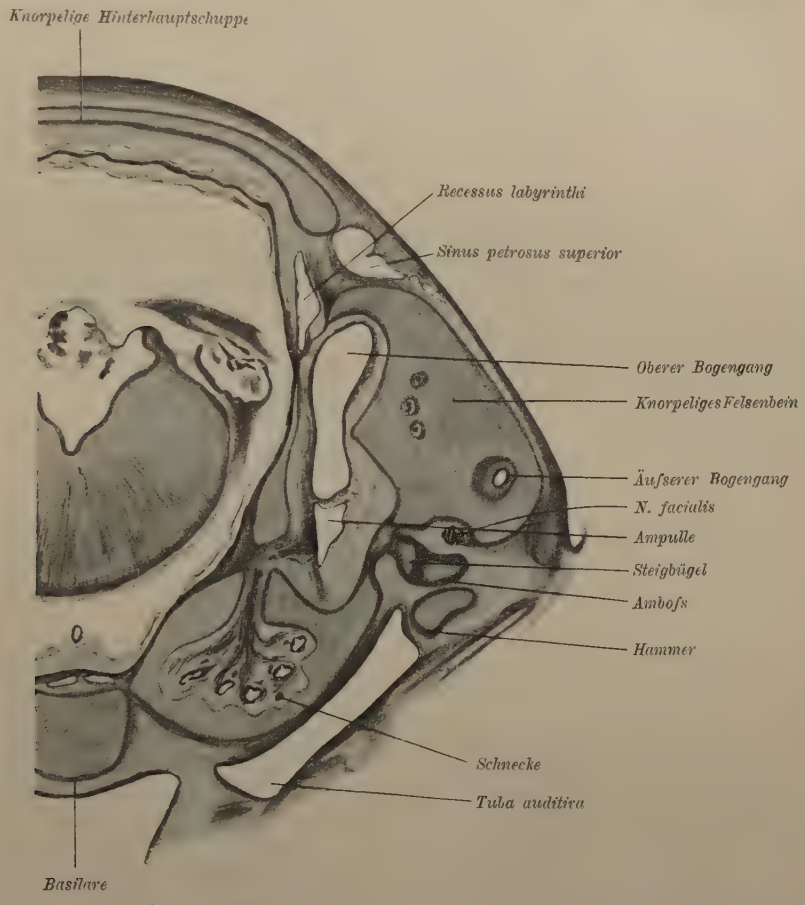



Fig. 231. Schnitt durch die Labyrinth-Anlage eines 8 cm langen Rindembryos. Vergr. 10 : 1.

an dem Labyrinth dicht vorbeiziehende Verbindung der Rachenhöhle mit der Außenwelt entstanden. Im Bereiche dieser Spalte, die zum Spritzloch mancher Fische wird, entwickelt sich bei gewissen Selachiern die Spritzlochkieme. Bei den luftlebenden Amnioten schließt sich diese Stelle, wenn sie überhaupt durchbricht (Schaf, Hund), bald wieder und zwischen die beiden Epithellamellen der Membrana obturatoria wächst Bindegewebe ein. So entsteht das anfänglich sehr dicke

Trommelfell, an dessen Ausbildung außer der Verschlußmembran der ersten Visceralfurche auch Bindegewebe aus den angrenzenden Teilen des ersten und zweiten Schlundbogens sich beteiligt. Der in der Rachenhöhle gelegene Rest der ersten Schlundtasche, der zwischen Trigeminus und Acustico-facialis gelegene Sulcus tubotympanicus, treibt eine dorsolaterale und nach oben gerichtete flügelartige Ausbuchtung zwischen Labyrinth und Membrana obturatoria. Diese enge seitlich komprimierte Spalte wird zur Paukenhöhle, ihr spaltförmiger Rest wird als Sulcus tympanicus zur Ohrtrompete der Vögel und Säugetiere (sechswöchiger menschlicher Embryo). Die Verknorpelung ihrer Wand beginnt im vierten Monate. Die Tube ist anfänglich sehr kurz und mündet noch ohne deutlichen Tubarwulst dicht

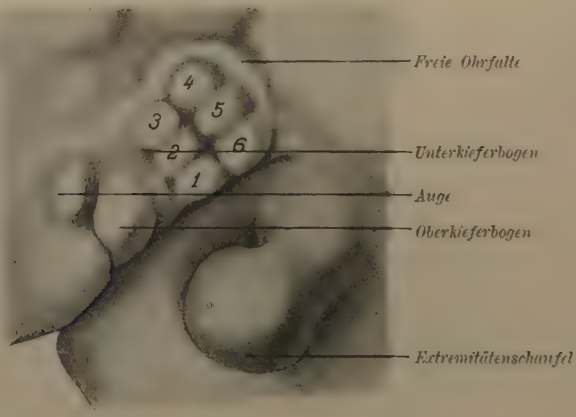



Fig. 232. Anlage der Ohrmuschel eines menschlichen Embryos mit sechs Auricularhöckern aus der fünften Woche. Nach G. Schwalbe.

über dem Ansatze des weichen Gaumens. Reichliches unter der Epitheltapete der Paukenhöhle gelegenes Gallertgewebe umhüllt die aus den Schlundbogen abgegliederten Gehörknöchel, die Chorda tympani und den Musculus tensor tympani. Die Erweiterung der Paukenhöhle und die Verdünnung des Trommelfells geschehen gleichzeitig durch Schrumpfung des Gallertgewebes. Überall, wo das Gallertgewebe schwindet, senkt sich die Schleimhaut zwischen Chorda und Gehörknöchel ein, umhüllt diese und befestigt sie durch gekrösartige Falten an der Wand der Paukenhöhle. Bindegewebsreste bleiben als Bänder der Gehörknöchel bestehen. Die ursprünglich außerhalb der Paukenhöhle im Gallertgewebe gelegenen Gehörknöchel und die Chorda kommen also erst sekundär durch Schwund des Gallertgewebes in die Paukenhöhle zu liegen. (Ihre Entstehung siehe unter Skelet.) Der Musculus tensor tympani entstammt dem Musculus pterygoideus

internus und wird daher vom motorischen Trigeminusteil innerviert. Der M. stapedius dagegen erhält als Abkömmling der interbranchialen Muskulatur des zweiten Kiemenbogens vom Facialis seine Nerven.

Das anfänglich sehr kleine Trommelfell besteht aus einer bindegewebigen Grundlage, die nach außen von einem Cutis-, nach innen von einem Schleimhautüberzug bedeckt ist. Der bindegewebige Teil verdichtet sich und erhält dadurch die für eine schwingende Membran nötige Festigkeit.

Die Cellulae mastoideae entstehen erst lange Zeit nach der Geburt durch Schwund des Knochens in dem ebenfalls erst nach der

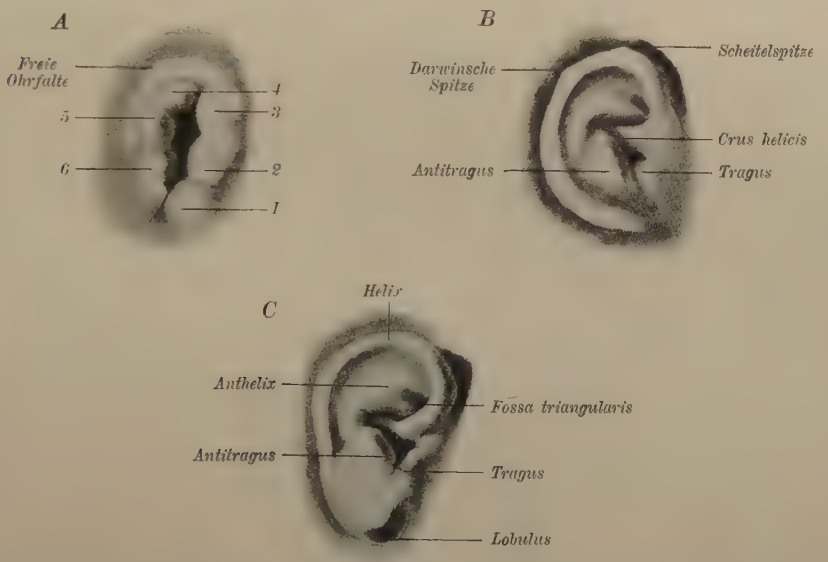



Fig. 233. *A* Anlage der rechten Ohrmuschel des Embryos Fig. 125 aus der fünften Woche. Vergr. etwa 12 : 1. *B* von einem menschl. Embryo vom Anfange des fünften Monats. Vergr. etwa 2 : 1. *C* von einem menschl. Embryo Ende des fünften Monats. Vergr. etwa 2 : 1.

Geburt sich ausbildenden Processus mastoideus. Beim Neugebornen ist nur ein Hohlraum, die Hauptzelle, vorhanden.

### Ohrmuschel und äußerer Gehörgang.

Das äußere Ohr entsteht aus den die erste äußere Kiemenfurche begrenzenden Teilen des Unterkiefer- und Zungenbeinbogens (Fig. 232) In den Rändern dieser Furche bilden sich bei menschlichen und tierischen Embryonen sechs Mesenchymverdickungen, die spangenförmig die erste Kiemenfurche umrahmen und als mandibulare und hyoidale Auricularhöcker unterschieden werden. Den vorderen Schenkel dieser Spange kann man als Pars mandibularis, den hinteren als Pars hyoi-

dalis bezeichnen. Hinter den hyoidalen Höckern bildet eine bogenförmige Falte als hintere freie Ohrfalte die Grundlage für den größten Teil der Ohrmuschel. Eine ähnliche Falte wird auch vor dem zweiten und dritten Höcker als vordere Ohrfalte bemerkbar, fließt mit der hinteren und mit dem zweiten und dritten Auricularhöcker zusammen und bildet die Helix. Durch Verwachsung des zweiten und dritten Höckers entsteht unter Vermittlung des vorderen Faltenschenkels das Crus helicis. Erster und sechster Höcker werden durch die Incisura intertragica dauernd geschieden zum Tragus und antitragus; vierter und fünfter bilden

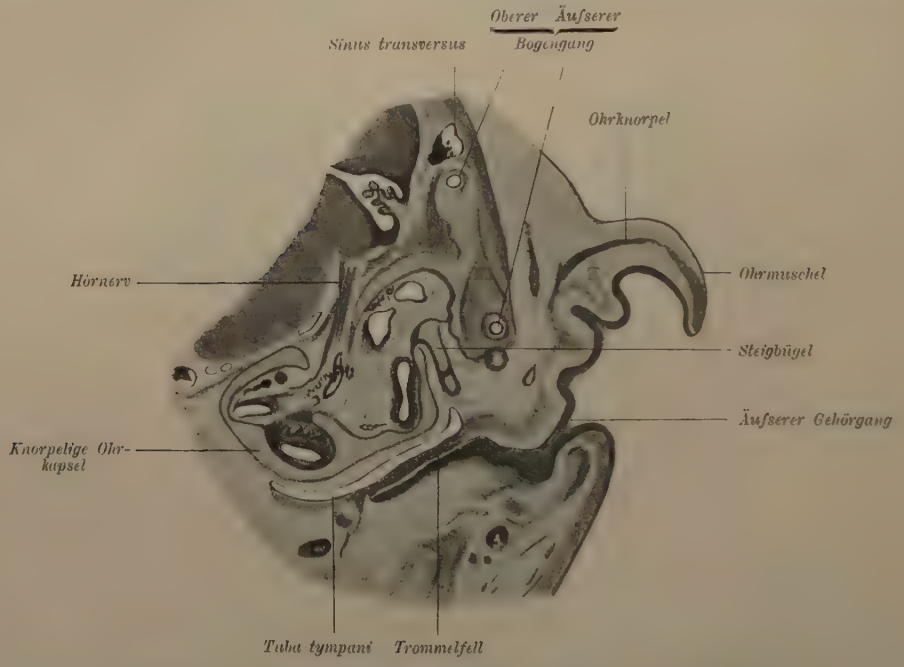



Fig. 234. Schnitt durch Tube, Labyrinth und äußeren Gehörgang eines Kaninchenembryos.

die Anthelix. Das Ohrläppchen entsteht spät als Verdickung des unteren Endes der freien Ohrfalte (Fig. 233 *C*).

Nach Ausbildung all dieser Teile hebt sich im sechsten Monate beim menschlichen Embryo die Ohrmuschel vom Kopfe ab und läßt an ihrem Rande zwei Winkel oder Spitzen erkennen, die Scheitelspitze, welche der Spitze der tierischen Ohrmuscheln entspricht, und die Darwinsche Spitze etwa in der Mitte des hinteren noch nicht nach vorn umgeschlagenen Helixrandes. Mit weiterer Entwicklung schwinden diese Tierähnlichkeiten; ausnahmsweise können sie erhalten bleiben. Erhält sich die Incisura intertragica, so führt sie zur Bildung eines „Schlitzohres“. Auch bei Vögeln legen sich Auricularhöcker an,

doch kommt es nicht zur Bildung einer eigentlichen Ohrmuschel wie bei den meisten Säugern. Die Spitze der Ohrmuschel ist zuerst nach vorn umgeschlagen und bleibt so (Behang der Hunde) oder richtet sich später auf (Katze, Pferd, Hirsch usw.). Bei gewissen Tieren (Equiden, Cervideen u. a.) wird die Ohrmuschel besonders groß, bei anderen bleibt sie klein. (Im Wasser lebende Säugetiere, z. B. Fischotter, Robben usw.)

Die Muschelknorpel werden anfangs des dritten Monats beim menschlichen Embryo zuerst im oberen Teile der freien Ohrfalte deutlich. Die Incisuren des knorpeligen Gehörganges entstehen durch Knorpelschwund.

Die äußeren Muskeln der Ohrmuschel gliedern sich aus der Muskulatur des Hyoidbogens (M. subcutaneus colli) ab.

Durch Verdickung des Mesenchyms in der Umgebung der ersten Kiemenfurche vertieft sich diese zum äußeren Gehörgang, dessen Grund das Trommelfell bildet. Es ist zuerst fast horizontal gestellt und richtet sich erst später zu seiner definitiven Stellung auf. Die Wand des äußeren Gehörganges scheidet sich durch Verknorpelung und teilweise Verknöcherung in die Knorpel- und Knochenzone. Die Lichtung des äußeren Gehörganges ist noch beim siebenmonatlichen menschlichen Embryo durch Epithel verstopft und bleibt es bei manchen Tieren (z. B. Ratte und Kaninchen, Fig. 234) bis nach der Geburt, während sich der Pfropf beim Schweine schon vor der Geburt abstößt.

Die Ohrenschmalzdrüsen entstehen nach dem Typus der Knäueldrüsen der Haut mit Haaranlagen.

## 5. Das Sehorgan.

### Die Augenblase.

Der lichtempfindende Teil des Sehorganes, die Tunica intima oder nervea, die Netzhaut, entwickelt sich im Gegensatze zu den aus dem Epidermisblatt differenzierten Sinnesepithelien aller übrigen Sinnesorgane durch direkte Abschnürung aus der Wand des Vorderhirnbläschens, ist also ein abgeschnürter Hirnteil und bildet mit dem späteren „Sehnerven“ das Ophthalmencephalon oder den Sehlappen.

Das Epidermisblatt bildet nur, da wo es die Hirnausstülpung berührt, das Material für die durchsichtige Linse.

Zu diesen beiden optischen Bestandteilen des Auges gesellen sich dann noch von dem Mesoblast gelieferte Ernährungs-, Schutz- und Hilfsorgane. Die Hüllen des Auges sind modifizierte Meningen.

Als erste Anlage des Sehorganes fällt bei Vögeln und Säugetieren mit noch offener Neuralrinne die paarige Sehgrube in Gestalt einer flachen Einsenkung in der rechten und linken Wand des späteren

Vorderhirnbläschens auf. Nach dem Verschlusse des Medullarrohres bilden diese Gruben halbkugelige Hervorwölbungen an dem dorsalen Teil der lateralen Vorderhirnwand, die Augenblasen. (Hühnerembryonen bei etwa 60 stündiger Bebrütung mit etwa sechs Urwirbelpaaren, Hundeembryonen mit 13—16 Urwirbelpaaren, Menschenembryonen vom Ende der dritten Woche, Fig. 108, 109, 235, 236.)

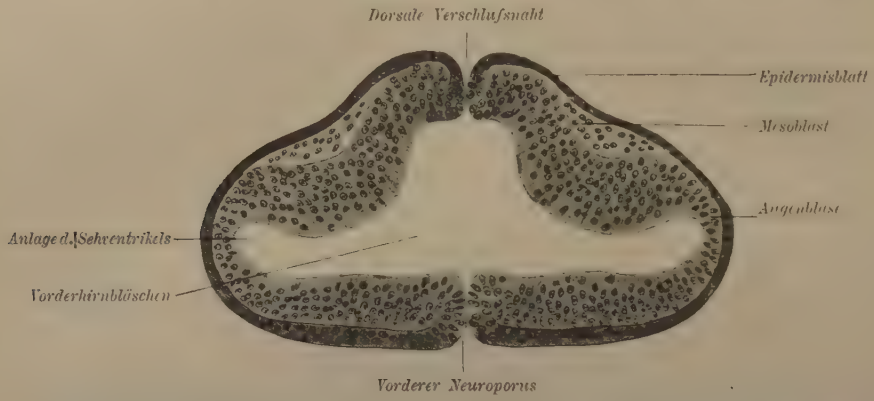



Fig. 235. Transversalschnitt durch den Kopf eines Schafembryos mit 10 Urwirbelpaaren und noch offenem vorderen Neuroporus; Anlage der Augenblasen. Vergr. etwa 150:1.

Fig. 236. Transversalschnitt durch den Kopf eines Hühnerembryos mit 15 Urwirbelpaaren von der Mitte des dritten Brüttages. Linsenplatte. Vergr. etwa 100:1.

Die Augenblasenhöhle oder der Sehventrikel kommuniziert mit dem Teil des ersten Hirnbläschens, der später zum dritten Ventrikel wird. Die anfangs sehr kurze Verbindungsstelle der Augenblase mit der Hirnwand verlängert sich zum röhrenförmigen Augenblasenstiel, und die gestielte etwa birnförmige Augenblase richtet ihren lateralen Pol etwas dorsal und kaudalwärts (Fig. 111). Anfänglich berühren die lateralen Wände der Augenblasen das sie deckende Epi-

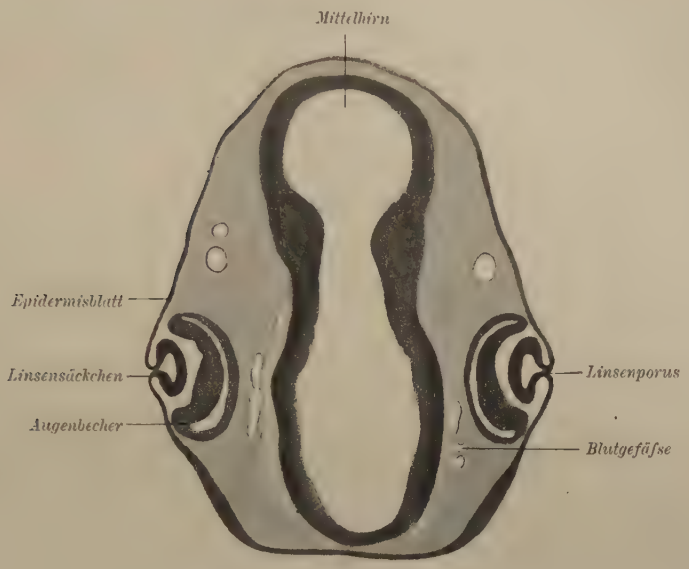



Fig. 237. Schnitt durch den Kopf eines Dohlenembryos mit sich schließendem Linsensäckchen. Vergr. etwa 30:1.

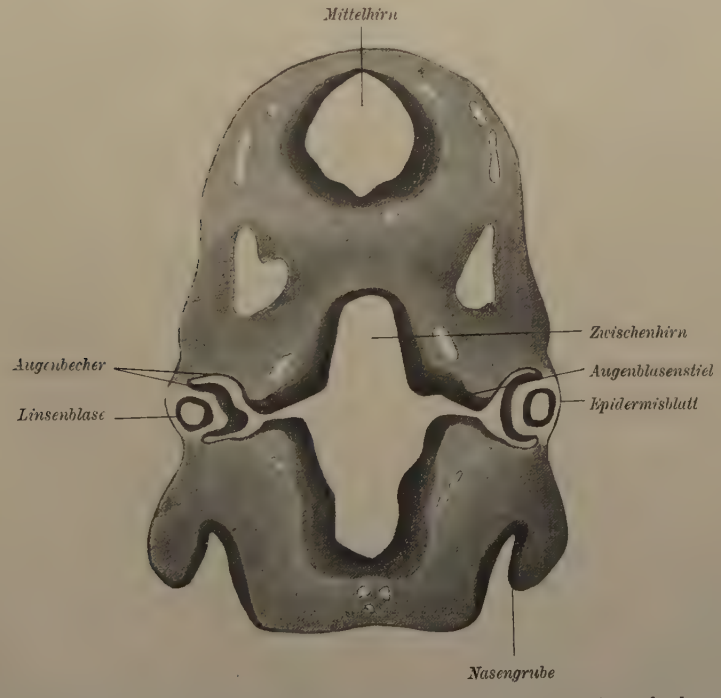



Fig. 238. Schnitt durch den Kopf eines Hundeembryos von 23 Tagen. Augenbecher und vom Epidermisblatt abgeschnürtes Linsensäckchen. Vergr. etwa 30:1.

dermisblatt (Schaf), werden aber bald durch wenige Mesenchymzellen von ihm getrennt. Nach deren Verdrängung liegt die Wand der Augenblase wieder dem Epidermisblatt bis zur Vollendung der Linsenanlage dicht an, bis abermals Bindegewebe dauernd zwischen die abgeschnürte Linse und das Epidermisblatt einwächst.

### Entwicklung der Linse.

Über dem lateralen Pole der Augenblase verdickt sich das Epidermisblatt zur rundlichen flachen Linsenplatte (Fig. 236, Hühnerembryonen vom Ende des zweiten Bruttages, Kaninchenembryonen von zehn Tagen, Hundeembryonen mit etwa 20 Urwirbelpaaren, menschliche Embryonen aus der vierten Woche).

Die Linsenplatte besteht aus einer Lage hoher prismatischer Zellen mit mehreren Kernreihen.

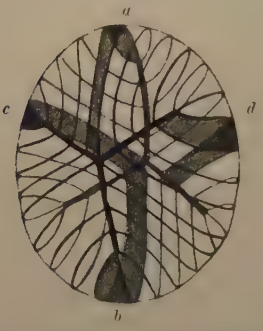


Fig. 239. Schema der Entstehung der Linsensterne durch die wechselnde Anordnung der Linsenfasern.

Unter Verdickung ihres zentralen Gebietes senkt sich diese Platte, während die laterale Wand der Augenblase Becherform annimmt, zuerst gruben-, dann sackartig ein. Die Ränder der Linsengrube umrahmen mit ihrer Umschlagstelle in das Epidermisblatt den Linsenporus. Er führt als enge Öffnung vorübergehend in die Höhle des Linsensäckchens. Das Linsensäckchen löst sich unter gleichzeitiger Schließung des Linsenporus von dem Epidermisblatt und liegt nun als Linsenbläschen unter dem Epidermisblatt (Figur 237 und 238, menschliche Embryonen vom Ende des ersten Monates).

Aus der Wand des Linsenbläschens der Säuger treten vereinzelte Zellen in die Linsenhöhle aus und zerfallen. Die schon von Anfang an dickere mediale Wand des Linsenbläschens wölbt sich dadurch, daß ihre Zellen zu langen, schlanken Prismen, den Linsenfasern, auswachsen, noch mehr und bildet eine in die Linsenhöhle polsterartig vorspringende Verdickung (Fig. 245). Die in der Mitte dieser Verdickung gelegenen längsten Zellen sind senkrecht auf die Linsenwand gestellt, die mehr peripher gelagerten dagegen krümmen sich als „Bogenfasern“ konkav gegen den Linsenäquator zu und gehen in der Übergangszone in die kubischen und dann flachen Zellen der lateralen Linsenwand über (Fig. 242). Alle Linsenfasern besitzen im Gegensatze zur fertigen Linse färbbare Kerne, die in mehrfacher Schicht in einer peripher konvexen Kernzone angeordnet liegen. Nachdem die Linsenfasern eine bestimmte Länge erreicht haben, vermehren sie sich nicht mehr, wachsen aber noch in die Länge. Die Kerne der zen-

tralen Fasern verlieren ihre Färbbarkeit. Die lang auswachsenden Linsenfasern berühren schließlich mit ihren lateralen Enden die innere Fläche der kubischen oder flachen, die äußere Linsenwand bildenden Zellen, die nunmehr als Epithel der Linsenkapsel bezeichnet werden (Fig. 242 und 243). Durch Verdrängung der Linsenhöhle wird die Linse ein solider Körper. (Menschliche Embryonen der achten Woche.)

Die peripheren Linsenfasern sind zuerst faßdaubenähnlich mit ihrer Konkavität gegen den Linsenkern gerichtet (Fig. 242), werden gegen den Linsenrand zu immer kürzer und gehen in die Zellen des Kapselepithels über. In der Folge kehrt sich die Orientierung der Bogenfasern an der Randzone um, sofern sie jetzt ihre Konkavität peripher richten.

Auf den Linsenkern werden weitere Fasern der im Linsenäquator gelegenen Übergangszone aufgelagert. Die Linse wächst also noch durch Apposition. Diese Auflagerung bedingt das Auftreten der an embryonalen Linsen immer sehr deutlichen beiden, auf Vorder- und Rückfläche der Linse alternierend gestellten dreistrahligen Linsensterne. Sie werden durch die ungleiche Anordnung der Rindenfasern hervorgerufen, da diese hinter dem Linsenäquator um so früher enden, je näher sie an dem Zentrum der Vorderfläche der Linse beginnen und umgekehrt (Fig. 239). Die sich vergrößernde Linse ändert ihre Form. Zuerst ist ihre Irisfläche stärker gewölbt wie ihre Glaskörperfläche. Dann besitzen beide Flächen gleiche Wölbung. Schließlich ist die Glaskörperfläche stärker konvex als die äußere. Damit hat die Linse ihre definitive Gestalt erhalten. Die Linse des neugeborenen Menschen besitzt schon zwei Drittel ihrer schließlichen Größe.

Die Linsenanlage ist von der Membrana limitans prima, die durch weitere Ausscheidungen der Linsenzellen zur Linsenkapsel wird (Fig. 243) nach Art einer Basalhaut umschlossen.

Die Ernährung der rasch wachsenden und vollkommen gefäßlosen embryonalen Linse wird von der auf der Linsenkapsel gelegenen gefäßreichen bindegewebigen Tunica vasculosa lentis besorgt (siehe Fig. 247).

Die Umwandlung der Augenblase in den Augenbecher führt zu weiteren wichtigen Entwicklungsvorgängen am Auge. Sie vollzieht sich unabhängig von der Linsenbildung und findet auch in Fällen statt, wo die Linsenbildung unterblieben ist. Man schildert die Umwandlung der Augenblase in den Augenbecher gewöhnlich in leicht verständlicher Weise als eine Einstülpung der lateralen Wand der Augenblase, die auch auf die ventrale Fläche des Augenblasenstieles übergreift. Dadurch entsteht ein am ventralen Rande gekerbter Becher mit doppelter Wand, die sich in die beiden Wände des Augenbecherstieles fortsetzt, während die Becherhöhle durch die

fetale Augenspalte in die Stielrinne übergeht. Tatsächlich entsteht der Doppelbecher aber nicht durch Einstülpung, sondern durch Erhöhung des Randes der Augenblase infolge von lebhafter Zell-

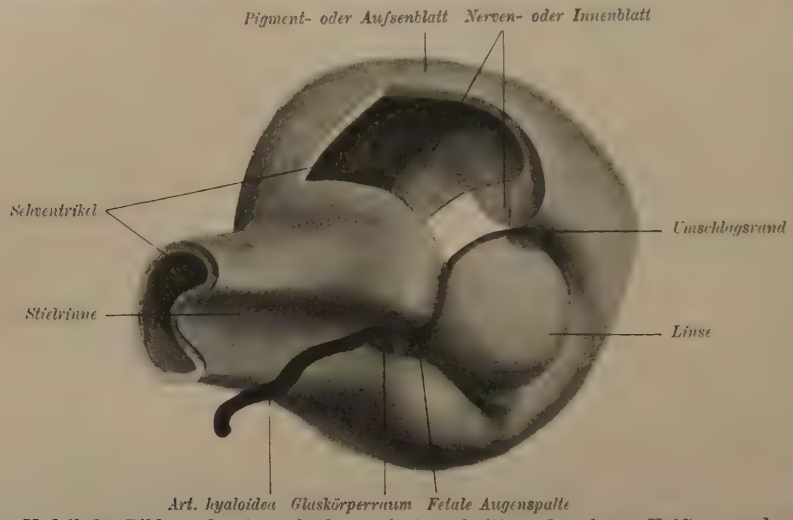



Fig. 240. Modell der Bildung des Augenbechers mit Ausschnitt an der oberen Hälfte um den Rest des Sehventrikels und den Umschlag des Außenblattes in das Innenblatt zu zeigen.

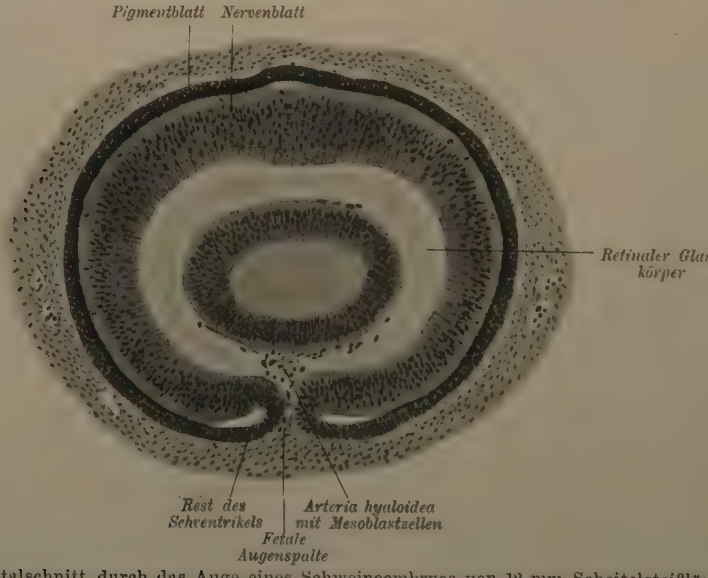



Fig. 241. Sagittalschnitt durch das Auge eines Schweineembryos von 12 mm Scheitelsteißlänge. Vergr. etwa 60:1.

vermehrung. Der Bechergrund wird nicht hinein, sondern der Becherrand wird herausgestülpt. Die Becherspalte ist nicht eine Rinne, die sich eindrückt, sondern eine Lücke, die zwischen zwei emporwachsenden Wällen bis zu deren Verwachsung stehen bleibt (Fig. 240).

An dem die Linsenanlage umfassenden Umschlagsrand des Augenbechers geht das innere Nerven- oder Netzhautblatt in das äußere oder Pigmentblatt über. Die fetale Augenspalte leitet in die Rinne des Augenbecherstieles, der das Netzhautblatt mit der Hirnwand verbindet. Der zwischen der Linsenanlage und dem Netzhautblatt gelegene Glaskörperraum setzt sich hirnwärts in die Stielrinne fort, während der von dem Netzhaut- und Pigmentblatt begrenzte Sehventrikel durch den im Becherstiel vorhandenen Hohlraum mit dem dritten Ventrikel kommuniziert. Durch Anlagerung des Innenblattes an das Außenblatt schwindet in dem Augenbecher und seinem Stiele der Sehventrikel allmählich vollkommen (Fig. 241 und 242).

Die fetale Augenspalte und die Stielrinne schließen sich später durch Verwachsung ihrer Ränder. Noch vor dem Schlusse der Augenspalte beginnt

### Die Entwicklung des Glaskörpers

in Form des ektoblastischen oder retinalen und des mesoblastischen Glaskörpers. Manche Autoren nehmen auch eine Glaskörperbildung seitens der inneren Linsenfasern an.

Der primitive retinale Glaskörper entsteht im Stadium der Bildung des Augenbechers als fadenartige Ausscheidung des Netzhautblattes und erfüllt den Glaskörperraum als ein Filzwerk feiner Fäden. Seine Bildung hört von dem Augenblasenstiel ab beginnend später auf, und an seine Stelle tritt nun der ciliare oder sekundäre retinale Glaskörper. Er besteht in faserigen Ausscheidungen der inzwischen entstandenen Pars ciliaris retinae, welche weitere Glaskörperfasern sowie die zum Linsenäquator verlaufenden Fasern des Aufhängebandes der Linse liefert. Die ciliaren Glaskörperfasern bilden ferner eine verdichtete, auch die Linsengrube bekleidende Außenschicht des Glaskörpers, die vielumstrittene Membrana hyaloidea. Sie darf nicht mit der Limitans retinae interna verwechselt werden. Zwischen den Fasern des Glaskörpers tritt die Glaskörperflüssigkeit auf. Zu dem völlig zellenlosen ektoblastischen Glaskörper gesellt sich bei den Säugetieren und bei dem Menschen noch ein zellenhaltiger mesoblastischer Glaskörper. Seine polymorphen Zellen gelangen mit der Arteria hyaloidea von der Stielrinne her durch die fetale Augenspalte und am Bereiche des Umschlagsrandes zwischen Linse und Netzhautblatt in den Glaskörperraum (Fig. 241). Es ist zweifelhaft, ob diese Zellen zur Bildung der Wände der Glaskörpergefäße verbraucht werden oder ob und in welcher Menge sie nach Rückbildung der Glaskörpergefäße als Bindegewebszellen bestehen bleiben. Daß man im fertigen Glaskörper eingewanderte Leukocyten finden kann, wird allseitig zugegeben.

Entwicklung der Tunica intima bulbi und des Sehnerven.

Das Pigmentblatt des Augenbechers liefert, wie sein Name sagt, das Pigmentepithel auf der Außenfläche der Tunica intima oder der Netzhaut. Die schwarzen Pigmentkörnchen treten am Umschlagsrande des Augenbechers beginnend bis zum Augenbecherstiel in den Zellen des Pigmentblattes entweder gleichzeitig mit der Abschnürung der Linse vom Epidermisblatt (Mensch) oder bald

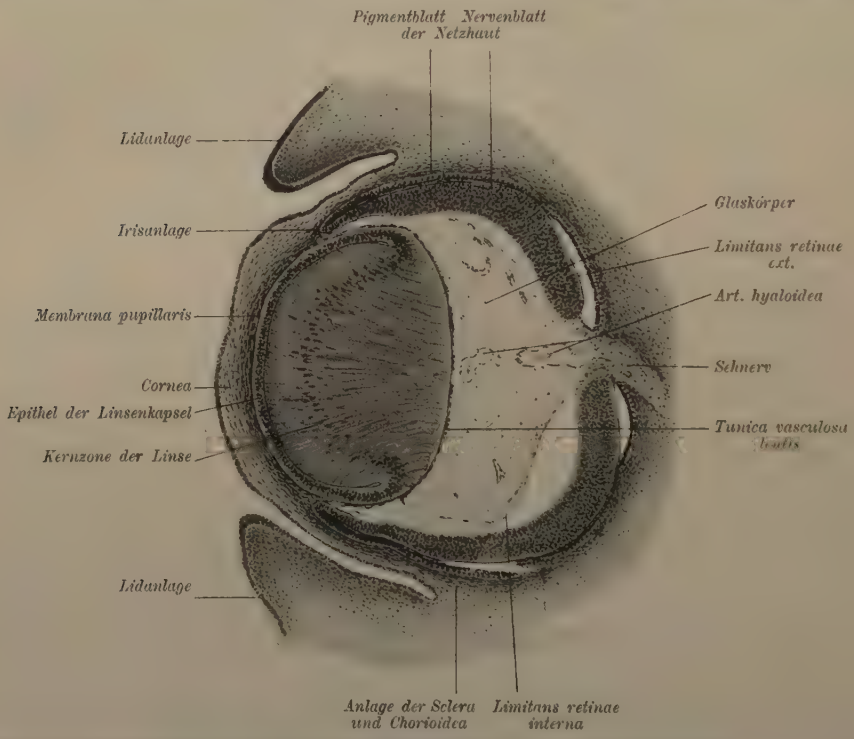



Fig. 242. Schnitt durch das Auge eines Kaninchenembryos von 16 Tagen und 12 mm Körperlänge Vergr. etwa 40:1.

danach (Hund, Schaf) oder noch später (Hühner- und Entenembryonen) auf.

Die feinfaserige, dünne, gewöhnlich als Limitans chorioideae beschriebene Membran zwischen Pigmentblatt und Chorioidea deute ich ihres faserigen Zusammenhanges mit den Basalenden der Pigmentzellen wegen als Basalhaut der Pigmentschicht der Retina.

Die den Umschlagsrand des Augenbechers umgebende zuerst schmale, allmählich breiter werdende Zone, welche sich schon früh als Pars caeca retinae deutlich gegen die Pars optica absetzt (Fig. 242 und 245) bleibt dünn und wird zur Pars ciliaris und

iridica retinae. Die Pars optica dagegen verdickt sich und schichtet sich unter lebhafter Zellvermehrung. Wie in der Hirnwand sondern sich ihre Zellen in Neuroblasten und Spongioblasten (Ependymzellen und Gliazellen).

Aus den Neuroblasten differenzieren sich zuerst die multipolaren Nervenzellen des Ganglion nervi optici. Ihre Neuriten sammeln sich alsbald zu einer glaskörperwärts gelegenen Schicht markloser Fasern und wachsen gegen die Insertionsstelle des Becherstieles zu und in dessen Wand hirnwärts weiter.

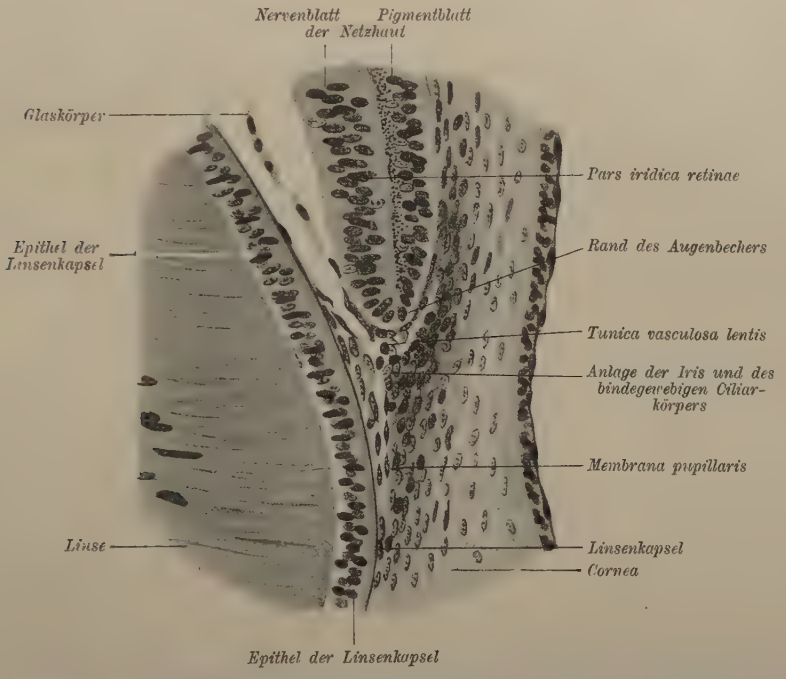



Fig. 243. Umschlagsrand des in Fig. 242 abgebildeten Augenbechers bei stärkerer Vergrößerung, um die beginnende Irisbildung zu zeigen. Vergr. etwa 300:1.

Weitere Sonderungen liefern die Schicht der Bipolaren (innere Körnerschicht) sowie die Ependym- oder Neuroepithelschicht. Die Dendriten und Neuriten der Bipolaren und des Ganglion nervi optici bilden die Zwischenschichten (innere und äußere retikuläre Schicht). Schon bei dem sechsmonatlichen menschlichen Embryo sind diese Schichten vollkommen deutlich.

Die Sehzellen, die Stäbchen- und Zapfenzellen, sind nach Herkunft und Lage nur zu bestimmter Leistung umgewandelte Ependymzellen. Wie im Zentralnervensystem liegen sie auch in der Augenblase dem Sehventrikel zugekehrt und

grenzen an die Limitans retinae externa. Sie entspricht in Wirklichkeit der Limitans interna des Zentralnervensystems (Fig. 236 und 238).

Die Stäbchen und Zapfen entstehen aus halbkugeligen Auswüchsen der Stäbchen- und Zapfenzellen, welche die Limitans durchsetzen und erst nach der Geburt zuerst die Innen- und dann die kutikularen Außenglieder bilden. Stäbchen und Zapfen werden von prismatischen Zellen der Pigmentschicht überlagert. Die nur beim Menschen und Affen vorhandene Macula lutea wird erst nach der Geburt sichtbar.

Außer den lichtempfindlichen Ependymzellen und der „Gehirnschicht“ (Bipolaren, Ganglion nervi optici und Nervenfaserschicht) gehen auch die Radiärfaserkegel der Müllerschen Stützzellen aus der epithelialen Netzhautanlage hervor. Sie bilden peripher eine Kutikula, die Limitans externa, und mit ihren Basalenden

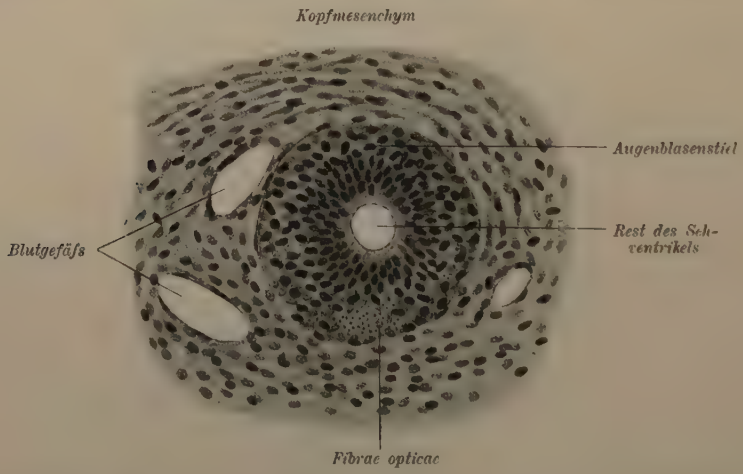



Fig. 244. Querschnitt durch den proximalen röhrenförmigen Teil des Augenbecherstieles eines Katzenembryos von 1 cm Nackensteißlänge. Vergr. etwa 350 : 1.

glaskörperwärts die Limitans interna retinae. Außerdem entstehen in der Nervenfaserschicht Gliazellen. Im Bereiche der Pars caeca entwickelt die Netzhaut keine nervösen Elemente.

Der „Sehnerv“ formt sich aus den Neuritenbündeln des Ganglion nervi optici, welche meridional zur Papilla nervi optici verlaufen und durch den Augenbecherstiel hirnwärts wachsen, sowie aus Fasern, welche aus dem Gehirn in die Netzhaut einwachsend in der Schicht der Bipolaren mit Endbüscheln enden (Pupillarfasern). Alle diese Fasern benutzen den Augenbecherstiel als Brücke und drängen seine Epithelien auseinander, während der Sehventrikelrest im proximalen Teile schwindet. Der distale rinnenförmige Teil schließt sich um die inzwischen in ihm gegen den Glaskörper einsprossende Arteria hyaloidea zum Rohre. Die Epithelien des Augenbecherstieles werden zu Gliazellen und

beweisen neben der Entstehung der Augenblase und des Augenbechers, daß der „Nervus“ opticus nicht einem peripheren Nerven, sondern einer cerebralen Bahn entspricht, denn nur im Zentralnervensystem, nicht aber in peripheren Nerven entwickeln sich Gliazellen. Später erhält der Opticus noch seine aus Lepto- und Pachymeninx bestehenden Scheiden und wird von gefäßhaltigem Bindegewebe durchsetzt.

### Tunica externa und media

entstehen aus der Mesoblasthülle des Augenbechers und entsprechen der Pachy- und Leptomeninx des Gehirnes.

Das abgeschnürte Linsenbläschen wird zunächst nur durch eine dünne Lage von Mesenchymzellen von dem Epidermisblatte geschieden. Diese verdickt sich und in ihr entsteht eine Spalte, die vordere Augenkammer, welche den bindegewebigen Teil der Cornea von der dünnen Membrana pupillaris trennt (Fig. 243). Das die Rückfläche der Hornhaut bekleidende Endothel geht aus dem Mesoblast, das Epithel der Außenfläche der Hornhaut aus dem Epidermisblatt hervor. Die Hornhaut des Embryos und Neugeborenen ist beträchtlich dicker als die Sclera und unverhältnismäßig stark konvex gewölbt (Fig. 242). An der beim dreimonatlichen Embryo durchsichtigen Hornhaut fallen die Limitans anterior und posterior auf (Bowmansche und Descemetsche Haut).

Die Tunica externa oder Sclera entwickelt sich beim Menschen anfangs der sechsten Woche und nimmt durch Apposition von außen her an Dicke zu. Die Sclera ist vor der Geburt in der Umgebung der Papilla nervi optici und gegen die Cornea zu noch auffallend dünn.

Die Tunica media oder vasculosa (Chorioidea) entsteht früher als die Sclera. Schon ehe die Tunica externa als besondere Lage sich sondert, ist die Augenblase beziehungsweise der Augenbecher von einem engmaschigen Kapillarnetz, der ersten Anlage der Tunica media, umsponnen. Am elften Tage umkreist beim Kaninchen (menschliche Embryonen von gleicher Entwicklung sind nicht untersucht) ein Ringgefäß den Umschlagrand des Augenbechers und schließt das von den Gefäßen an der Basis der Hirnanlage gespeiste Kapillarnetz ab. Es entsendet ferner einen Sproß in den Glaskörperraum, die primäre Glaskörperarterie.

Die bindegewebige Grundlage der Iris entsteht aus der ringförmigen Wucherung des gefäßhaltigen, vor dem Becherrande gelegenen Bindegewebes, das anfangs weder von der Cornea noch von der Sclera abgrenzbar ist (siehe Fig. 242 und 243). Nach Bildung der vorderen Augenkammer hängt dieser ringförmige Wulst mit der Gefäßhaut, der

Membrana pupillaris und zwischen Linsenäquator und Augenbecher auch mit den Glaskörpergefäßen zusammen. Dieser zur Membrana pupillaris gehörige Ringwulst verbreitet sich zu einer bindegewebigen, gefäßhaltigen Platte über der äußeren Linsenfläche. Die bindegewebige Anlage der Iris verwächst mit der Pars iridica oder caeca retinae (Fig. 245). Der freie Rand der Iris begrenzt das Sehloch oder die Pupille.

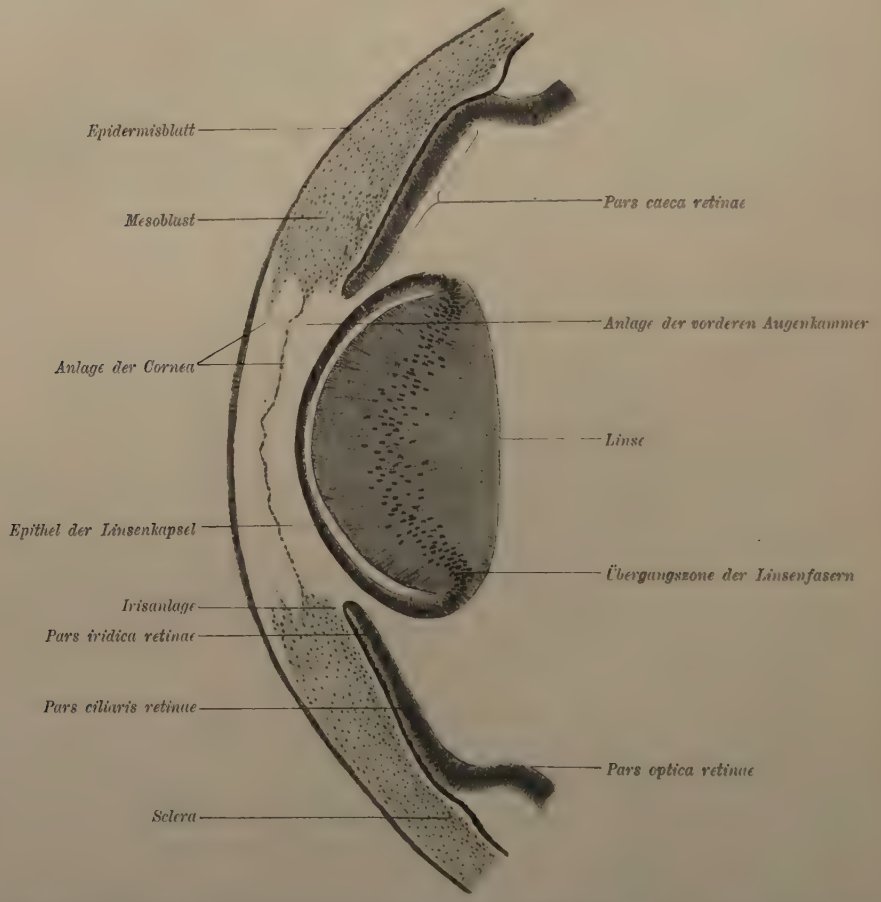



Fig. 245. Schnitt durch den lateralen Pol des Auges eines Hühnerembryos vom fünften Brüttage. Vergr. etwa 120 : 1.

Der Dilatator und der Sphincter pupillae entstammen dem äußeren epithelialen Blatte des Augenbechers, sind also epitheliale Muskeln. Der Ciliarmuskel dagegen entsteht aus Mesenchymzellen. Schon im siebenten Monat sind diese Muskeln beim Menschen sehr gut ausgebildet.

Etwas später als die Iris legt sich der Ciliarkörper als ein System radiär um den Insertionsrand der Iris und um den Linsen-

äquator angeordneter gefäßhaltiger Falten der Tunica media an (Fig. 248). Durch die Ciliarfalten oder Processus ciliares wird natürlich auch die sie deckende dünne Pars ciliaris retinae mit gefaltet und verwächst mit dem Ciliarkörper. Die dickere Pars optica retinae grenzt sich gegen den Ciliarkörper durch die Ora serrata chorioideae ab.

Ciliarkörper und Iris entstehen beim Menschen anfangs des dritten Monats, doch färbt sich die Iris erst gegen Ende des vierten Monats.

Gleichzeitig haben in der Tunica media selbst weitere Differenzierungen zur Ausbildung der äußeren und inneren Augengefäße

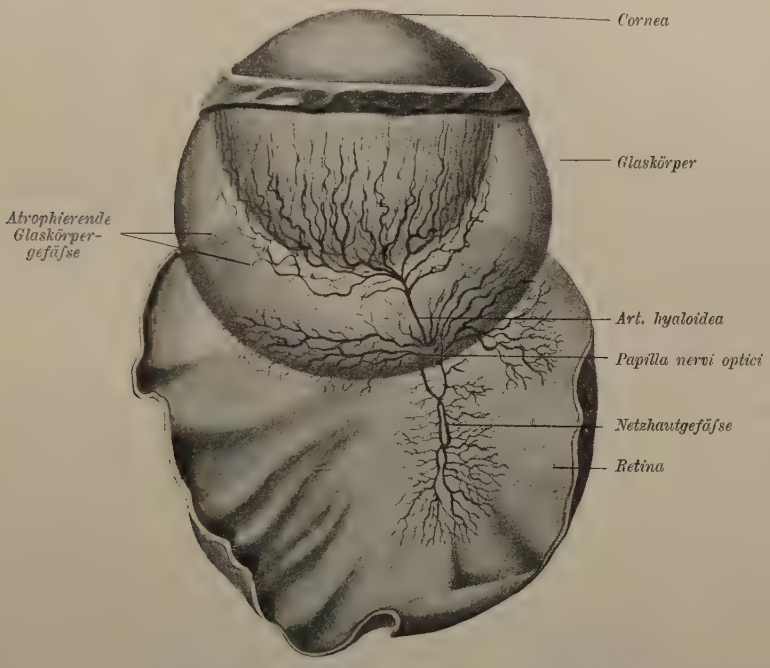



Fig. 246. Innere Augengefäße von einem Rindsembryo von 11 cm. Nach O. Schultze. Die Sclera ist am Cornealrand abgetragen, die Netzhaut ist am Ciliarrand durchtrennt und nach unten umgeschlagen. Vergr. etwa 8:1.

geführt. Aus dem schon oben erwähnten Kapillarnetz geht das System der äußeren Augengefäße (Arteriae ciliares posteriores, breves und longae, Art. ciliares anteriores und aus dem Ringgefäß der Circulus arteriosus iridis) hervor. In dem Bereiche der Pars optica retinae trennt sich das primitive Gefäßnetz nach bedeutender Entfaltung in die zur Ernährung der Stäbchen und Zapfen bestimmte Choriocapillaris und eine nach außen von ihr gelegene, die Strudelvenen enthaltende venöse Schichte. Beide Schichten sind leicht trennbar und hängen nur am Ciliarkörper fester zusammen. Die venöse Schicht wird durch die lockere Lamina fusca an die Sclera angeheftet.

Von diesem Gefäßgebiete sondern sich die inneren Augengefäße als das System der Arteria hyaloidea, zur Ernährung des Glaskörpers, der Linse und der eigenen Blutgefäße der Netzhaut (Fig. 246).

Von der Hirnbasis her tritt durch die Stielrinne verlaufend ein Gefäß in den Glaskörper ein (siehe Fig. 240) und verbindet sich als die sekundäre Arteria hyaloidea mit dem aus der primären Glaskörperarterie hervorgegangenen Kapillarnetz. Sie verästelt sich nur an der Glaskörperoberfläche bis zum Linsenäquator; ihr Gefäßnetz versinkt aber gleichsam unter Obliteration der oberflächlichen Gefäßmaschen immer tiefer in den Glaskörper, und die obliterierten Gefäßreste ragen im dritten Monate wie feine Spitzen frei in den Glaskörper (Fig. 246). Im fünften Monat findet sich von diesen Gefäßen nur noch der zum inneren Linsenpole durch den Glaskörper ziehende Stamm. Glaskörpervenen fehlen vollkommen.

Die Verzweigungen der Arteria hyaloidea umspinnen die Linse mit einer gefäßreichen bindegewebigen Hülle, der Tunica vasculosa lentis, welche beim Menschen vom 2.—7. Monate besteht und die Ernährung der gefäßlosen Linse übernimmt. Die äußere hinter dem Sehloche gelegene Wand der Linsenkapsel hängt von Anfang an mit dem zwischen Linse und Becherrand gelegenen Mesoblast und mit der Anlage der Iris zusammen (Fig. 243).

Die Tunica vasculosa lentis erhält ihr arterielles Blut durch die sekundäre Glaskörperarterie, welche nach Schluß der Stielrinne in das Endstück des Sehnerven eingeschlossen zur Arteria centralis nervi optici und retinae wird. In der Nähe des hinteren Linsenpoles zerfällt die Arterie der Tunica vasculosa lentis in dichotomisch sich teilende, radiär zum Linsenäquator verlaufende Kapillaren (Fig. 247). Die Membrana pupillaris erhält schon sehr früh aus dem Circulus arteriosus iridis major hervorgegangene Gefäßschlingen. Der Circulus arteriosus iridis major entsteht aus dem Randgefäße des Augenbechers, Die Venen der Membrana pupillaris verlaufen um den Rand der Iris nach vorne und ergießen sich in die Irisvenen.

Im siebenten Monate beginnt die Rückbildung der Gefäße und des Bindegewebes der Tunica vasculosa. Ist die Membrana pupillaris ausnahmsweise beim Neugeborenen noch vorhanden, so spricht man von einer Atresia pupillae congenita. In diesem Falle erhält die Membrana pupillaris ihre Blutzufuhr von der Iris her.

Die Netzhautgefäße (Fig. 246) entstammen dem als Arteria centralis retinae übrigbleibenden Stamm der Arteria hyaloidea, haben aber gar keine Beziehung zu den vollkommen schwindenden Glaskörpergefäßen und verbreiten sich nur in der Nervenfaser- und Ganglienzellenschicht der sonst vollkommen gefäßlosen Netzhaut. Im sechsten Monate sind diese Schichten im Bereiche der ganzen Netzhaut des menschlichen Embryos gefäßhaltig.

Gegen Ende der Gravidität ist die Aderhaut noch sehr dünn und pigmentfrei. Im Bereiche der Verschlußstelle der fetalen Augenspalte zeigt die ventrale Seite der Aderhaut bei den Embryonen aller

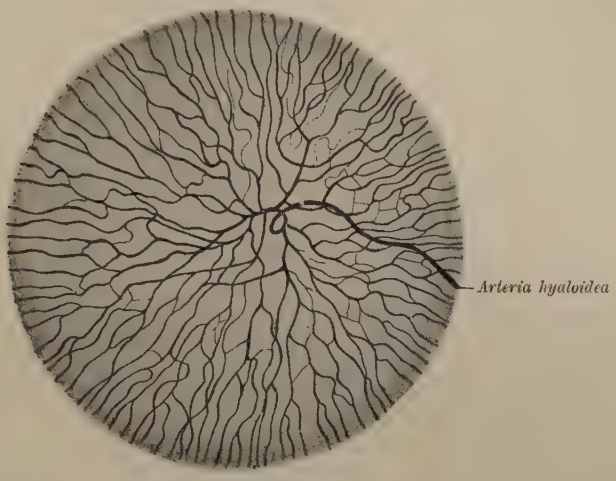



Fig. 247. Verzweigung der Art. hyaloidea in der Tunica vasculosa lentis von einem 8monat. menschlichen Fetus (Glaskörperseite). Vergr. etwa 15 : 1.

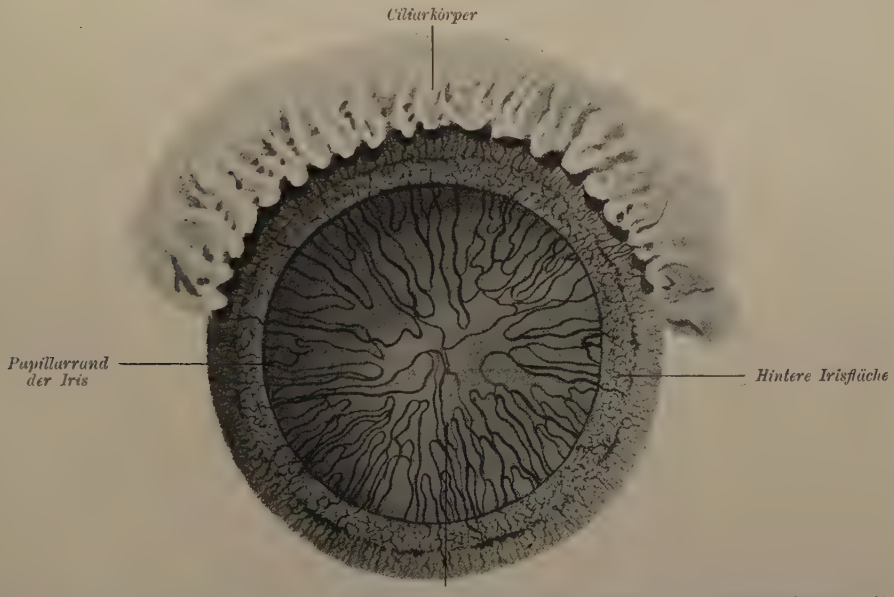



Fig. 248. Membrana pupillaris von einem 8monat. menschlichen Embryo im Zusammenhange mit der Iris von hinten nach Wegnahme der Linse gesehen. Vergr. etwa 15 : 1.

Wirbeltiere einen pigmentfreien vom Pupillarrande bis zum Austritte des Nervus opticus reichenden Streifen, der fälschlich als „Chorioidealspalte“ bezeichnet wird und der beim Menschen in der sechsten bis

siebenten Woche schwindet. Gelegentlich kommt als Hemmungsbildung durch den unvollständigen Verschluß der retinalen Augenspalte eine wirkliche Spaltbildung vor, die sich in einzelnen Fällen sogar in die Iris hinein fortsetzen kann (Coloboma, κολόβωμα = das Verstümmelte).

## Die Nebenorgane des Auges.

Gleich nach Bildung der Hornhaut entwickeln sich die Augenlider in Form zweier von oben und unten her über die Hornhaut wachsender Cutisfalten (Fig. 242). Der innere aus dem Epidermisblatte stammende Epithelbelag der Lidfalten schlägt sich am Fornix conjunctivae in das Hornhautepithel um und wird samt seiner bindegewebigen Grundlage zur Bindehaut des Augapfels und der Lider. Die zwischen den freien Lidrändern befindliche Lidspalte wird durch Epithelwucherung an den Lidrändern zeitweise verschlossen. Dieser Verschluß dauert beim Menschen vom dritten Monate bis kurz vor, bei Nagern und Raubtieren bis kürzere oder längere Zeit nach der Geburt („blindgeborene" Tiere). Die Lösung der Lidränder geschieht durch einen von der Oberfläche in die Tiefe vordringenden Verhornungsprozeß mit gleichzeitiger Sekretbildung der Tarsaldrüsen. Noch während der Verklebung der Lidränder legen sich die Tarsaldrüsen nach Art der Talgdrüsen als zapfenförmige Wucherungen der Basalschicht der Epidermis vom Lidrande mit sekundärer Sprossenbildung an. Ihre Lichtung erhalten sie durch fettige Degeneration der in der Drüsenachse gelegenen Zellen. Gleichzeitig mit ihnen entstehen die Augenwimpern nach Art der übrigen Haare. Der Musculus Riolani wird durch aussprossende Cilien vom Musculus orbicularis palpebrarum abgetrennt.

Die Caruncula lacrimalis entwickelt sich im medialen Augenwinkel aus einem dem unteren Lide zugehörigen Gebiete der Haut und Bindehaut. Sie wird bei menschlichen Embryonen von 41 mm deutlich und enthält Haarbalganlagen mit Talgdrüsen und die nach dem Typus der Tränendrüsen gebaute Hardersche Drüse. Das dritte Augenlid der Tiere, die Nickhaut oder ihr Rudiment beim Menschen die Plica semilunaris, entsteht unabhängig von der Tränenkarunkel und später als diese. Sie enthält regelmäßig eine rudimentäre Drüse und bisweilen auch beim Menschen (z. B. beim Neger) eine kleine dem Blinzknorpel der Tiere entsprechende Knorpelplatte.

Von den Amphibien herauf bis zum Menschen bilden sich durch Epithelwucherung vom Fornix conjunctivae aus Tränendrüsen. Der vom medialen Augenwinkel in die Nasenhöhle führende, die Drüsensekrete und die Tränenflüssigkeit abführende Tränennasengang legt sich in Gestalt der schon erwähnten Tränenfurche an.

Ihre basale Zellschicht bildet eine solide, äußerlich nur durch eine feine Furche erkennbare Epithelleiste, die sich vom Oberflächenepithel abschnürt und durch Auflösung ihrer axialen Zellen zu einem Kanal wird, welcher die Nasenhöhle mit dem medialen Augenwinkel verbindet.

Das obere Tränenröhrchen entsteht aus dem Anfangsstück der aus der Tränenfurche hervorgegangenen Epithelleiste, das untere Tränenröhrchen sproßt aus dem oberen hervor. Beide öffnen sich im medialen Augenwinkel. Das Epithel der Lidränder beteiligt sich nicht an der Bildung der Tränenröhrchen. Der Tränensack entsteht durch Erweiterung des Anfanges des Tränenkanales.

Der tränenableitende Apparat ist beim Menschen schon im zweiten Embryonalmonat gut entwickelt. Der Tränengang verläuft mehr oder minder geschlängelt mit zahlreichen Aussackungen.

Über Augenmuskeln siehe unter Muskulatur.

## B. Organe und Systeme des Entoblasts.

### I. Darmkanal und Anhangsorgane.

#### 1. Morphologische Entwicklung des Darmkanals.

Nach Schluß des Darmnabels durchzieht der primitive Darm den Körper als ein ziemlich gleichweites, annähernd gerades Rohr. Ein breiter, zwischen den beiden Urnieren gelegener Mesenchymstreifen, die Gekrösplatte, befestigt ihn an die dorsale Rumpfwand (Fig. 249).

Der primitive Darm kommuniziert etwa in seiner Mitte durch den Nabelblasengang mit der Nabelblase, an seinem Kaudalende durch den Urachus mit der Allantoishöhle (Fig. 130).

Der anfänglich an seinen beiden Enden blind geschlossene Darm erhält seine Mund- und Afteröffnung erst nachträglich durch Schwund der Rachen- und Kloakenhaut. Mundhöhle und Afterhöhle werden auch als Mund- und Afterdarm bezeichnet.

Der primitive Darm besteht aus einer Epithelschichte (Enteroderm) und aus einer Wand von visceralem Mesoblast.

Mit dem Verschlusse des Leibesnabels sinkt der Darm in ventraler Richtung tiefer in die Leibeshöhle ein, wodurch die Gekrösplatte im dorsoventralen Durchmesser verlängert und zum Gekröse oder Mesenterium dorsale wird (Fig. 250 und 251). Dieses bindegewebige Gekröse enthält die aus der Aorta entspringenden Darmgefäße. Erst mit vollendeter Entwicklnng des Zwerchfelles wird die Leibeshöhle in die Brust- und Bauchhöhle und damit auch ihre seröse Auskleidung, in das Brust- und Bauchfell, geschieden.

Die serösen Tapeten der Brust- und Bauchhöhle entstehen wie der seröse Überzug des Darmes und seiner Anhänge in loco auf der Oberfläche der von ihnen überzogenen Organe.

In dem Bereiche des Kopfes und Afters bleibt die Spaltung des Mesenchyms in visceralen und parietalen Mesoblast und damit auch die Cölombildung aus. Mund- und Afterdarmwand bleiben dadurch in direktem Zusammenhang mit ihrer Umgebung.

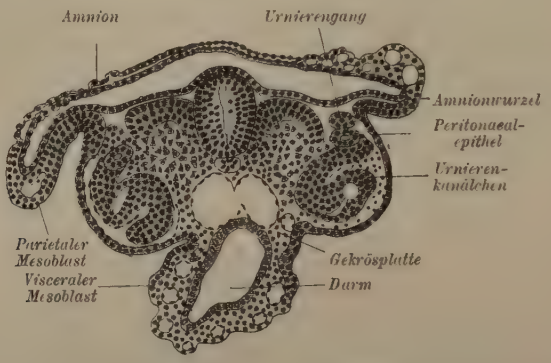



Fig. 249. Querschnitt durch das siebente Urwirbelpaar eines Schafembryos mit 14 Urwirbelpaaren (16 Tage und 22 Stunden). Vergr. etwa 90:1.

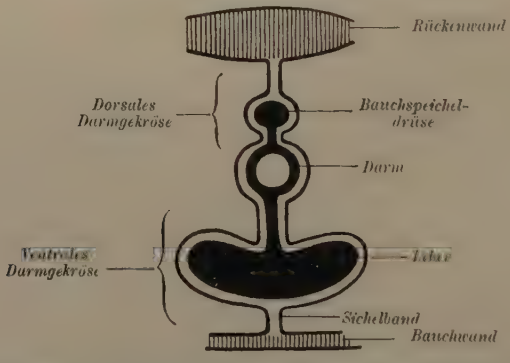



Fig. 250. Querschnittschema zur Bildung der Gekröse und zur Entstehung der Leber im ventralen Darmgekröse.

Abgesehen vom Mund- und Afterdarm, gliedert sich nun die Darmanlage in den Vorderdarm, den Mitteldarm und den Hinterdarm.

Aus dem Vorderdarm entstehen: der Rachen, die Speiseröhre und der Magen, nebst dem bis zur Bildungsstelle der Leber oder der Mündung des Gallenganges reichenden Stücke des Duodenums (Fig. 251).

Die Verbreitung des Nervus vagus im Bereiche des Vorderdarmes deutet darauf hin, daß diese ganze Darmstrecke sich aus einem ursprünglich im Bereiche des Kopfes gelegenen Darmabschnitt hervorgebildet hat.

Der Kopfdarm scheidet sich in den Rachen- und Schlunddarm, den Pharynx. Sein Epithel liegt der Chorda, dem Mesenchym des Kopfes und der Visceralbögen sowie teilweise auch den in letzteren verlaufenden Aortenbögen unmittelbar an (s. Fig. 223 und 224). Erst durch Abspaltung einer Mesenchymlage an der dorsalen Schlundwand und Vorwachsen derselben gegen die Medianlinie erhält er später eine eigene Wand (Fig. 251).

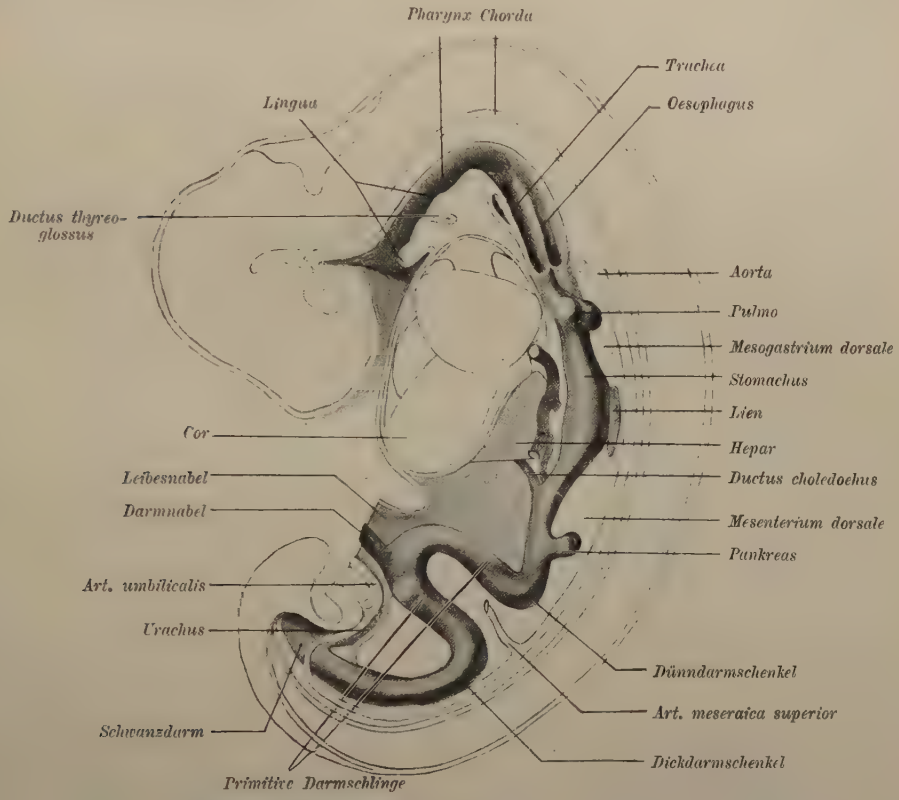



Fig. 251. Modell des Verdauungskanals eines menschl. Embryos von 28 Tagen. Nach His-F. Ziegler.

Aus der „Ergänzungsplatte" zwischen dem vorderen Chordaende der Säuger und der Basis der primitiven Rachenhaut entstehen mehr oder minder deutliche Epithelwucherungen. Sie enthalten später eine Lichtung und bilden das Rudiment eines bei niedriger stehenden Wirbeltieren wohl entwickelten „präoralen Darmabschnittes".

Die anfänglich sehr kurze Speiseröhre und die spindelförmige Magenanlage wächst erst mit der Streckung des Embryos und der Ausbildung des Halses sowie der Brustorgane (Herz und Lungen) in die Länge.

Der Magen setzt sich als eine kaudal von den Schlundfurchen gelegene, spindelförmige Erweiterung des Vorderdarmes immer deutlicher als besonderes Organ ab. Der auf den Magen folgende Teil des

Vorderdarmes wird nachträglich durch die ringförmige Pylorusklappe vom Magen, und nach Anlage der Leber und ihres Ausführungsganges vom Mitteldarm abgrenzbar.

## Mittel- und Hinterdarm.

Mitteldarm und Hinterdarm sind anfänglich nicht als gesonderte Darmteile voneinander abgrenzbar, sondern bilden noch einen einheitlichen Darmabschnitt.

Abgesehen von dem an der Wirbelsäule entspringenden dorsalen Gekröse, dem Mesenterium dorsale, wird der Darm vom Beginn der Speiseröhre bis zum Nabel noch durch ein ventrales Gekröse (Fig. 250) an der Bauchwand befestigt.

Bei den höheren Wirbeltieren muß der rasch in die Länge wachsende kaudal vom Magen gelegene Darmabschnitt, um in der Leibeshöhle Platz zu finden, eine Schlinge bilden, die bei allen Säugetieren im wesentlichen in gleicher Weise auftretende primitive Darmschlinge (Fig. 251).

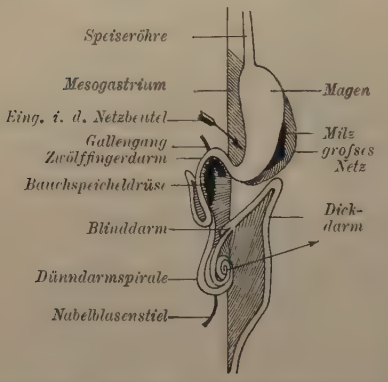



Fig. 252. Darmkanal eines Katzenembryos. Vergr. etwa 4:1. Der Pfeil bezeichnet die Achse, um welche sich der Dünndarm aufrollt.

Der spindelförmige mit seiner Längsachse parallel zur Längsachse des Embryo gestellte Magen zeigt sehr bald eine Ausbuchtung seiner dorsalen Wand, die spätere große Kurvatur (Fig. 251 und 253). Die ventrale, durch die inzwischen entstandene Leber etwas eingedrückte Wand wird zur kleinen Kurvatur. Die Strecke des Mesenterium dorsale, welche die große Kurvatur des Magens mit der dorsalen Bauchwand, verbindet, heißt nun Mesogastrium (*μέσος* = in der Mitte, *γαστήρ* = Magen). Am Pylorus biegt das Duodenum bald in scharfer Knickung dorsal um. An der Wirbelsäule wird es durch eine relativ kurz bleibende Strecke des Gekröses, das Zwölffingerdarmgekröse, angeheftet und entfernt sich dann von derselben in ventraler Richtung. An der aus zwei paralelen Schenkeln bestehenden primitiven Darmschlinge (Fig. 251) unterscheidet man einen ventralwärts verlaufenden „absteigenden“ oder Dünndarmschenkel und einen dorsalwärts verlaufenden „aufsteigenden“ Dickdarmschenkel. Am Schlingenscheitel biegen beide Schenkel ineinander um, und an dieser Stelle verbindet der Nabelblasenstiel die Darmschlinge mit der Nabelblase. Der Schlingenscheitel liegt vom Amnion überzogen in dem Nabelring der Bauchwand.

Nach Verödung und Rückbildung des Nabelblasenstiels können sich ausnahmsweise blindsackförmige Spuren von dessen Insertionsstelle am Darme erhalten und bedingen dann die als „Meckelsches Divertikel" am Hüftdarme bekannte Ausbuchtung.

Der aufsteigende Schlingenschenkel ist anfänglich in ganzer Länge gleich weit, zeigt aber bald in der Nähe des Schlingenscheitels eine kleine Knospe, die Anlage des Blinddarmes (Fig. 251 und 252).

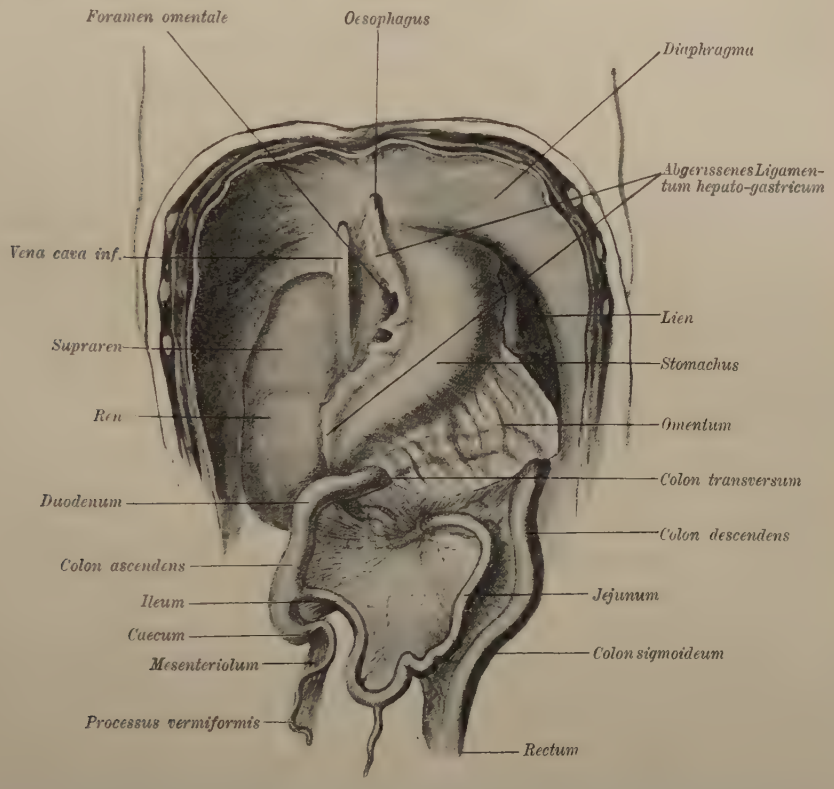



Fig. 253. Darmtraktus eines menschlichen Embryos aus dem vierten Monat. Der Dünndarm ist der Übersichtlichkeit wegen verkürzt gezeichnet. Vergr. etwa 2:1.
× Eingang in den Vorraum des Netzbeutels.

Die später zwischen Hüft- und Blinddarm deutliche Ileocaecalklappe entsteht durch Knickung des Darmrohres und markiert dann deutlich die Grenze zwischen Dünn- und Dickdarm. Das kaudal von dieser Klappe gelegene Darmstück wird zum Dickdarm und sondert sich in Blinddarm, Grimmdarm und Mastdarm.

Die bleibenden Lageverhältnisse des Darmes werden veranlaßt: 1. durch Drehungen des Magens, 2. durch Längenwachstum und Verlagerung des Darmes und 3. durch nachträgliche Verklebungen und Verwachsungen ursprünglich getrennter, einander zugekehrter Gekrösflächen.

Die Drehung des Magens führt zur Netzbildung und vollzieht sich bei Tieren mit einfachen Mägen (z. B. Fleischfresser, Pferd, Schwein) sowie beim Menschen folgendermaßen:

Der Magen gelangt durch eine zweifache Drehung aus seiner anfänglichen Längsstellung in seine definitive Lage. Durch die erste Drehung um seine Längsachse kommt die ursprünglich dorsal gelegene große Kurvatur weiter nach vorne und links, die ursprünglich ventral gelegene kleine Kurvatur mehr nach hinten und rechts zu liegen. Gleichzeitig wird die linke Magenfläche nach vorne, die rechte nach hinten gedreht. Diese Drehung veranlaßt auch den rechten Nervus vagus dorsal, den linken ventral vom Ösophagus das Zwerchfell zu passieren. Die Lageveränderung des Magens zwingt auch das anfänglich kurze, am großen Magenbogen festgeheftete dorsale Magengekröse, der Drehung des großen Bogens zu folgen. Es wird taschenartig ausgezogen und zum großen Netz (Fig. 252 und 253). Zwischen seiner Insertion an der dorsalen Rumpfwand und der dorsalen Magenfläche befindet sich eine von rechts über dem kleinen Magenbogen her in der Richtung des oberen Pfeiles zugängliche Tasche, der primitive Netzbeutel (Fig. 252 und 253). Dieser wächst nun beckenwärts aus und bedeckt dabei das Quercolon und die Dünndarmschlingen. Seine vordere Lamelle entspringt von der großen Kurvatur des Magens und biegt am unteren Netzbeutelrande in die hintere um, die dann zur hinteren Bauchwand zurückläuft (Fig. 253 und 254). Sie legt sich in der linken Körperhälfte der hinteren Bauchwand und als Ligamentum phrenicolienale dem Zwerchfell an.

Durch die zweite Drehung stellt sich der anfänglich senkrecht gestellte Magen etwas quer zur Wirbelsäule, wobei die große Kurvatur kaudal, die kleine kranial verlagert wird.

Das ventrale Magengekröse wird durch die sich rasch vergrößernde Leber (Fig. 250) nach rechts und vorne verlagert und zum kleinen Netz (Leber-Magen und Leberzwölffingerdarmband). Der Netzbeutel öffnet sich jetzt nicht mehr rechts über dem kleinen Magenbogen in die Bauchhöhle, wie in Fig. 252 sondern bei × in Fig. 253 in den dorsal vom kleinen Netze und kaudal von der Leber gelegenen Vorraum des Netzbeutels, Atrium bursae omentalis, in den man von der Bauchhöhle aus von rechts her durch das Winslowsche Loch oder das Foramen omentale gelangt.

Bei manchen Säugetieren (z. B. bei Raubtieren) besteht der Netzbeutel zeitlebens. Beim Menschen beginnen die einander zugekehrten Flächen seiner inneren Blätter im vierten Monat miteinander zu verwachsen. In den ersten Jahren nach der Geburt ist dieser Prozeß gewöhnlich beendet, und der Netzbeutel ist zu einer soliden Platte geworden.

Außerdem verwächst die Unterfläche des Netzbeutels mit der Vorderfläche des Quercolon und des Mesocolon transversum (Fig. 254 *B*).

Zuerst liegen ab- und aufsteigender Schlingenschenkel der primitiven Darmschleife nebeneinander (Fig. 251). Später aber bildet der absteigende Schlingenschenkel eine sekundäre, dem Zwölffingerdarm zugehörige Schleife (Fig. 252). Ferner rollt sich der am Nabel gelegene Teil der Schlinge (Schlingenscheitel) bei weiterem Längenwachstum spiralig auf und tritt durch den Bauchnabel in das Omphalocöl des Nabelstranges aus. Er wird hier durch dessen dünne Wand sichtbar und bildet einen zeitweilig bestehenden physiologischen Nabel- resp. Nabelschnurbruch (Fig. 127). Durch stärkeres Wachstum rollt sich diese Spirale noch mehr zusammen, findet im Nabelstrang nicht mehr Platz und kehrt wieder in die Bauchhöhle zurück. Während sich dann der Dünndarmschenkel durch zunehmendes Längenwachstum immer mehr mit seinem Mesenterium kräuselt, schiebt sich der Dickdarmschenkel oberflächlich in einem Bogen nach oben und rechts über den Dünndarm weg, bis das Caecum seine bleibende Lage in der rechten Fossa iliaca erreicht (Fig. 253). Einige Zeit vorher findet man das Caecum noch links neben dem Mesenterium nahe der Medianebene.

Im vierten Monat kann man deutlich am Dünndarm die Duodenalschleife und den aus Jejunum und Ileum bestehenden Abschnitt unterscheiden (Fig. 253). Der Dickdarm umfaßt die Dünndarmschlingen wie beim Erwachsenen in einem nach unten offenen Bogen. Er beginnt in der rechten Fossa iliaca mit dem bei manchen Tieren sehr umfangreichen Caecum, dessen beim Menschen und bei den anthropoiden Affen rudimentär gebliebener Teil der Wurmfortsatz ist. Dann folgen Colon ascendens, die Flexura coli dextra, das Colon transversum, die Flexura coli sinistra, das Colon descendens und das in den Mastdarm übergehende Colon sigmoideum. Beim neugeborenen Menschen ist der relativ große Wurmfortsatz viel weniger scharf vom Caecum abgegliedert als in späteren Jahren. Das ganze Darmrohr vom Pylorus bis zum Rectum ist noch frei beweglich durch ein gemeinsames Gekröse (Mesenterium commune) an der Wirbelsäule befestigt (Fig. 253). Nun aber treten beim Menschen im vierten Monate Verwachsungen gewisser Gekrösstrecken mit der Umgebung oder Lageverschiebungen einzelner Darmstrecken ein.

1. Die Hinterfläche der Duodenalschleife und ihres Mesoduodenums verwächst mit der hinteren Bauchwand (Fig. 254). Damit ist das ursprünglich frei bewegliche Duodenum und die zwischen den Blättern des Mesoduodenum gelegene Bauchspeicheldrüse sekundär an die hintere Bauchwand bis auf das beweglich gebliebene Anfangsstück der Pars horizontalis Duodeni und den Beginn der Pars ascendens befestigt.

2. Der übrige Dünndarm bleibt an seinem Gekröse frei beweglich. Die Verbindung des Jejunum mit dem Körpernabel durch den Nabelblasenstiel schwindet später.

3. Infolge der Verlagerung des Dickdarmes kreuzt nun das Quercolon die Pars descendens Duodeni und das Mesencolon verwächst mit ihr. Ebenso verwächst das Caecum, das Colon ascendens und die Flexura coli dextra mit der rechten, die Flexura coli sinistra und das Colon descendens mit der linken hinteren Bauchwand. Frei an eigenen Gekrösen beweglich bleiben nur der Wurmfortsatz an seinem Mesenteriolum, das Quercolon an seinem Mesocolon transversum, das Colon sigmoideum nebst dem Mastdarm am Mesocolon sigmoideum und am Mesorectum (Fig. 253).

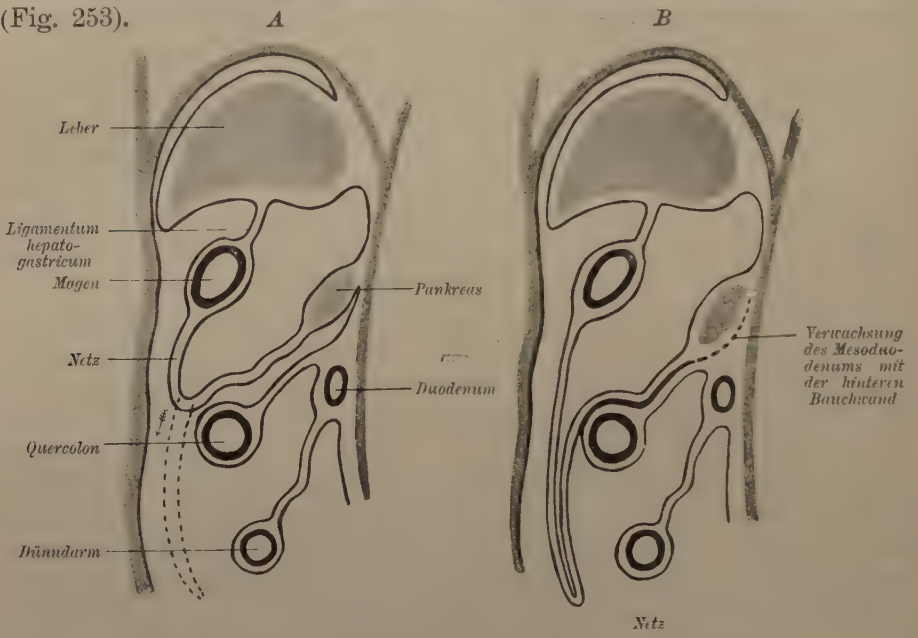



Fig. 254. Schema zur Entwicklung und Umbildung des Netzbeutels.

Bleibt die geschilderte Verwachsung aus, dann kann ausnahmsweise auch noch beim Erwachsenen ein Mesenterium commune in wechselnder Ausdehnung bestehen.

Die bei den verschiedenen Wirbeltieren auffallenden Variationen in der Form der Mägen und in der Länge, Lage und Anordnung der Gedärme sind das Ergebnis der funktionellen Anpassung des Verdauungsapparates an die Art der Ernährung sowie der Vererbung dieser Anpassungen und der Ausnutzung des in der Bauchhöhle von anderen Organen übrig gelassenen Platzes durch den wachsenden Darm.

Afterdarm- und Anusbildung siehe bei der Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane.

## 2. Histologische Entwicklung der Darmwand.

Der Darm besteht im Stadium der Darmrinne aus Enteroderm und einer mesenchymatösen Wand aus visceralem Mesoblast.

Das zuerst flachzellige Enteroderm besteht nach Schluß der Darmrinne aus prismatischen Zellen. Aus dem Darmepithel entwickelt sich auch der ganze Drüsenapparat der Darmwand sowie die beiden großen Anhangsdrüsen des Darmes, die Leber und das Pankreas,

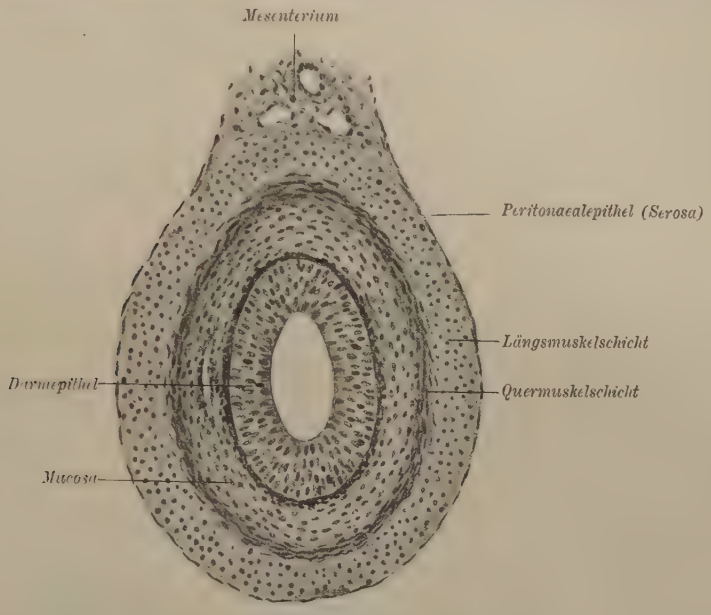



Fig. 255. Querschnitt durch den Dünndarm eines 3,2 cm langen Schweineembryos ohne Zottenbildung. Vergr. etwa 250 : 1.

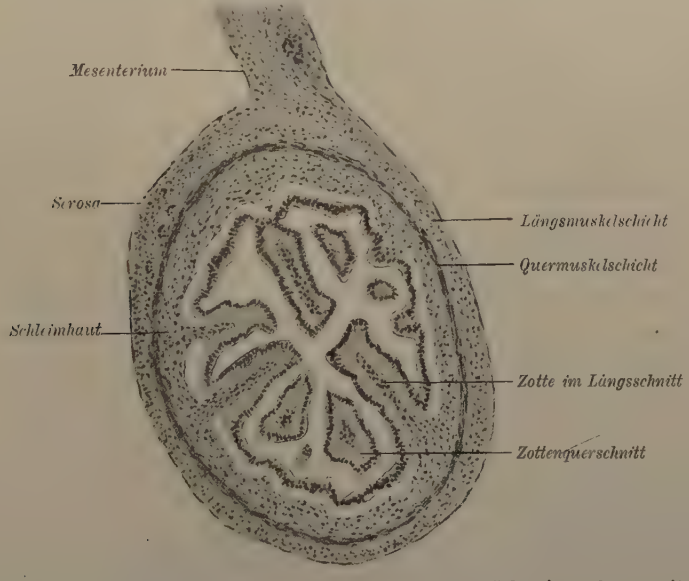



Fig. 256. Querschnitt durch den Dünndarm eines 6,2 cm langen Schweineembryos mit Zotten. Vergr. etwa 70 : 1.
Der Epithelbelag ist infolge der Fixierung etwas von der Schleimhaut abgehoben.

deren bindegewebiges Stützgerüst und Umhüllung der viscerale Mesoblast der Darmwand liefert. Diese sondert sich in der Folge in Mucosa, Muscularis mucosae, Submucosa, Muscularis und Peritonaealüberzug (Fig. 255).

In dem Ösophagus der Säuger schichtet sich das einfache Epithel und verstopft vorübergehend die Lichtung. Das Enteroderm des Ösophagus liefert unter mehrfacher Epithelabstoßung nach einander zuerst einen Belag aus hellen Prismen-, dann aus Flimmerzellen, polyedrischen Zellen und Protoplasmafaserzellen mit eingestreuten zylindrischen hellen Schleimzellen. Erst zum Schlusse findet sich geschichtetes Plattenepithel.

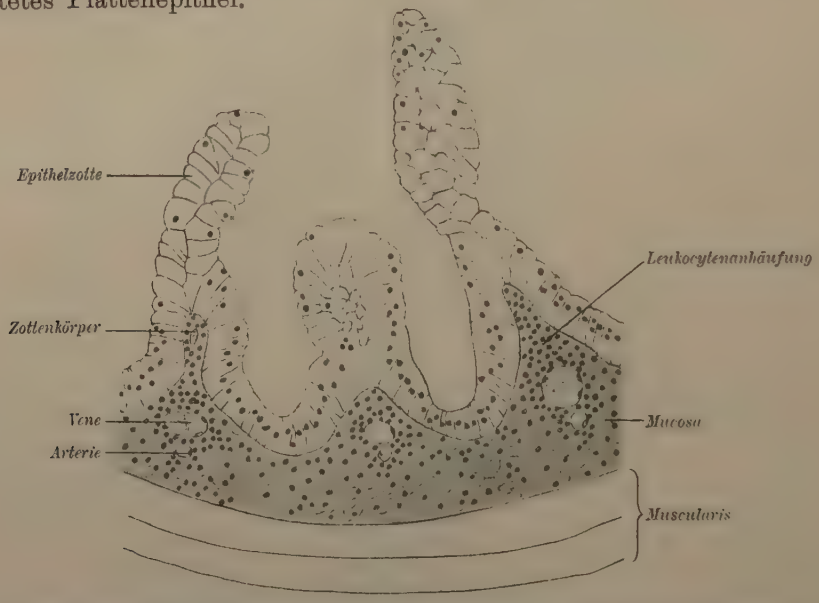



Fig. 257. Querschnitt durch das Colon eines 8 cm langen Meerschweinchenembryos mit Epithelzotten, die später verschwinden. Nach Stöhr. Vergr. etwa 420:1.

Die histologische Sonderung des in der Bauchhöhle gelegenen Teils des Verdauungskanals erfolgt zuerst in der Magenwand, dann im Duodenum und Rectum, langsamer im Jejunum und Ileum.

Es treten zuerst aus Mesenchym und Epithel bestehende Längsfalten auf, welche bei niederen Wirbeltieren beibehalten, bei dem Menschen und den höheren Wirbeltieren aber in Zotten umgewandelt werden. Diese finden sich zuerst als wesentlich epitheliale oder Primärzotten im Magen und im ganzen Darme (Fig. 257), bleiben aber nur im Dünndarm als Dauerzotten mit bindegewebigen Achsen bestehen. Zwischen den Zottenbasen entstehen Krypten, von deren Grund aus hohle Epithelausstülpungen die Drüsenanlagen bilden.

Im Magen veranlaßt die bis gegen die Zottenspitzen fortschreitende, aber unvollständige Verwachsung die Bildung der Magengrübchen.

Die Magendrüsen sprossen aus deren Grund bei menschlichen Embryonen in der zehnten Woche als Epithelschläuche in das darunterliegende Bindegewebe. Die Belegzellen werden erst gegen Ende des vierten Monats deutlich. Beim Erwachsenen münden weniger Magendrüsen als beim Embryo in je ein Magengrübchen ein. Es muß also ein Teil der schon angelegten Drüsen wieder schwinden.

In der Pylorusregion und im Dünndarm hört die Verwachsung der Zotten schon in einiger Entfernung von den Zottenspitzen auf. Es bleiben somit freie Zotten bestehen.

Auch im Duodenum des Menschen führt die Wucherung des Darmepithels zu einer etwa am 45. Tage eintretenden Verstopfnng der Lichtung, die erst am 60. Tage wieder deutlich wird.

Das Ausbleiben dieser Lösung kann, wie in der Speiseröhre, so auch im Darme zu Stenosen (στενός = eng) oder Obliterationen oder auch zur Bildung einer doppelten Darmlichtung führen.

Die Brunnerschen Drüsen entstehen am Ende des vierten Monats aus verästelten Epithelsprossen.

Die glatte Fläche der Dickdarmschleimhaut ist das Ergebnis einer totalen Verwachsung der Primärzotten bis zur Spitze.

Die Schleimzellen des Darmes entstehen durch Umwandlung des Darmepithels.

Von der Muscularis tritt zuerst die Ring-, dann die Längsmuskulatur auf; zuletzt sondert sich die Muscularis mucosae.

Die solitären und agminierten Lymphknötchen (Peyersche Haufen) des Darmes werden beim Menschen im fünften Monate als schärfer begrenzte Leukocytenansammlungen im Bindegewebe der überhaupt an Leukocyten sehr reichen Schleimhaut deutlich. Die Kuppe der Lymphknötchen ist stets scharf vom deckenden Darmepithel geschieden.

Rachen- und Gaumentonsillen entwickeln sich im wesentlichen in gleicher Weise. Die Gaumentonsille entsteht durch Einsenkungen von Zapfen aus Plattenepithel in eine zwischen dem zweiten und dritten Schlundbogen gelegene Bucht. Im Bereiche dieser Epithelstränge kommt es zur Bildung von Schleimdrüsen. Durch Abstoßung der oberflächlichen verhornten Schicht werden die Sprosse zu hohlen Schläuchen und Taschen. Unter diesen sammeln sich aus den Blutgefäßen stammende Leukocyten und durchwandern sehr bald die Epitheldecke. Erst beim drei Monate alten Kinde finden sich wirkliche Lymphknötchen mit Keimzentren und Rindenschicht.

### 3. Entwicklung der Anhangsorgane des Darmkanals.

Organe der Mundhöhle: Zunge, Speicheldrüsen, Zähne.

Die Zunge entsteht beim Menschen schon gegen Ende der dritten Woche aus einer vorderen bilateral symmetrischen Anlage zwischen

dem Unterkiefer- und Zungenbeinbogen in Gestalt eines anscheinend unpaaren Höckers, des Tuberculum linguale der rasch auswachsend die Zungenspitze bildet. Ein zweiter hinterer dorsal von der Verschlußstelle der distalen Enden des zweiten und dritten Visceralbogens gelegener, deutlich paariger Teil wird zum Zungengrund (Fig. 258 und 259). Anfänglich sind beide Teile durch eine deutliche v-förmige nach vorne offene Furche mehr oder weniger von

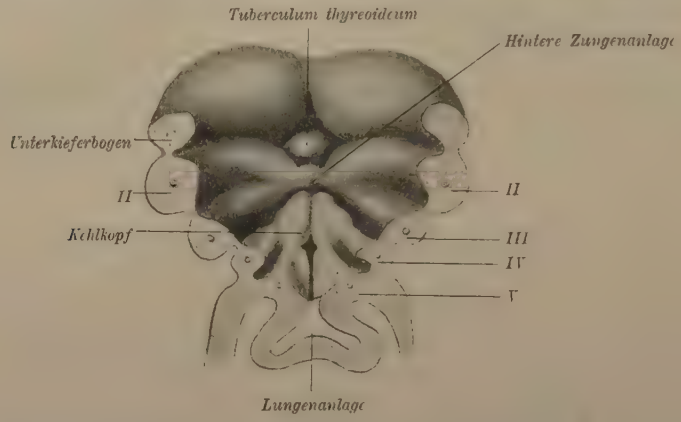



Fig. 258. Boden des Mundrachenraumes eines 3 Wochen alten menschlichen Embryos. Nach His. Mit einer Änderung in der Erklärung (Tuberculum thyreoideum).

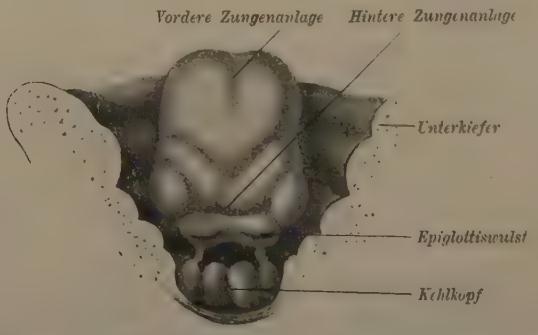



Fig. 259. Zunge eines menschlichen Embryos von 2 mm Nackenlänge. Nach His.

einander abgegrenzt. An dem Furchenscheitel befindet sich das noch nach der Verwachsung der beiden Teile der Zungenanlage deutliche Foramen caecum. Der Körper und die Spitze übertreffen den Zungengrund bald beträchtlich an Größe (Fig. 259).

Vor dem Erscheinen des Tuberculum linguale findet sich vorübergehend das bisher irrigerweise mit der Bildung des vorderen Zungenabschnittes in Zusammenhang gebrachte „Tuberculum impar". Es hat aber nichts mit der Zungenbildung zu tun, sondern wird lediglich durch die Schilddrüsenanlage bedingt und muß demgemäß als Tuberculum thyreoideum von dem Tuberculum linguale unterschieden werden.

Eine an der Unterfläche der Zunge des Neugeborenen sehr deutliche gezackte Schleimhautfalte, die Plica fimbriata, begrenzt ein Gebiet, welches bei den Säugetieren als „Unterzunge", als das Rudiment einer nicht muskulösen Zungenbildung gedeutet wird, auf dem sich dann allmählich die Muskelzunge entwickelt hat.

Die Zungenpapillen sind gleichwertig mit Cutispapillen und entstehen beim Menschen zu Anfang des dritten Fetalmonates.

Die Schleimdrüsen des Zungengrundes legen sich bei achtmonatlichen menschlichen Embryonen an. Dadurch, daß sich aus den Blutgefäßen ausgewanderte Leukocyten um die Drüsenausführungsgänge anhäufen und das ursprüngliche fibrilläre Gewebe in retikuläres Bindegewebe umwandeln, entstehen die „Zungenbälge" der Tonsilla lingualis.

Über die Zungenmuskeln siehe unter Muskeln.

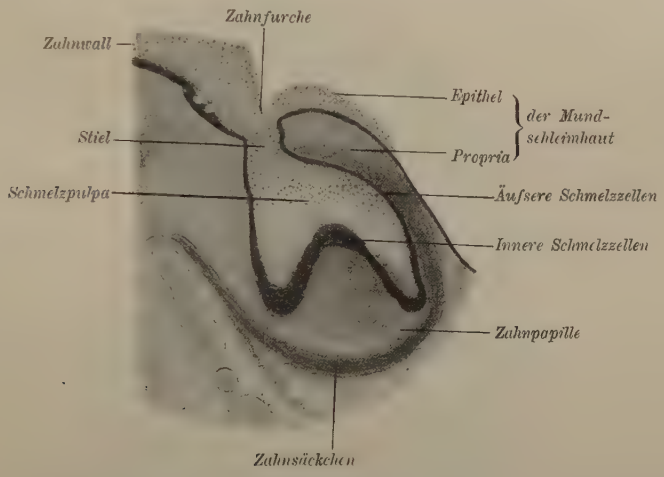



Fig. 260. Querschnitt durch den Unterkiefer eines Rindsembryos mit Zahnanlage. Vergr. etwa 25 : 1.

Unter beträchtlicher Vergrößerung schiebt sich die Zunge des Fetus vielfach mit rinnenförmig aufgebogenen Rändern (z. B. bei Raubtieren) aus der Mundhöhle heraus und wird erst später wieder in derselben geborgen. Ihre nachträgliche, bei den verschiedenen Tieren wechselnde Dicke wird nicht unwesentlich durch die Länge der Zähne beeinflußt (flache Zungen der Raubtiere, dicke der Huftiere).

Von den Drüsen der Mundhöhle legen sich die Speicheldrüsen nach Art der alveolären Drüsen, und zwar zuerst die Submaxillaris (bei sechs Wochen alten menschlichen Embryonen), dann die Parotis und zuletzt die Sublingualis an. Submaxillaris und Sublingualis entstehen in der achten Embryonalwoche in Gestalt einer mit dem Mundhöhlenepithel zusammenhängenden Leiste, deren auswachsende Sprossen nachträglich eine Lichtung bekommen. Die Drüsen der Zunge, der Backen und Lippen sowie des Gaumens werden später als die Speicheldrüsen angelegt.

Die erste Anlage der Zähne beginnt bei Schweins- und Schafembryonen von ca. 3 cm Länge, beim Menschen Ende des zweiten Fetalmonats. Die wuchernde Basalschicht des Kieferepithels senkt sich in Gestalt einer kontinuierlichen bogenförmigen Leiste in das Bindegewebe der Schleimhaut ein und bildet die Schmelz- oder Zahnleiste (siehe Fig. 121). Über derselben verdickt sich das Epithel auf den Kiefernrändern zum Zahnwalle. Auf diesem fällt noch vorübergehend eine rinnenförmige, der Einsenkungsstelle der Schmelzleiste entsprechende Furche, die Zahnfurche, auf (Fig. 260). Der freie Rand der Zahnleiste ist wulstig verdickt und wird bald durch eine der Zahl der Milchzähne entsprechende, im Bindegewebe der

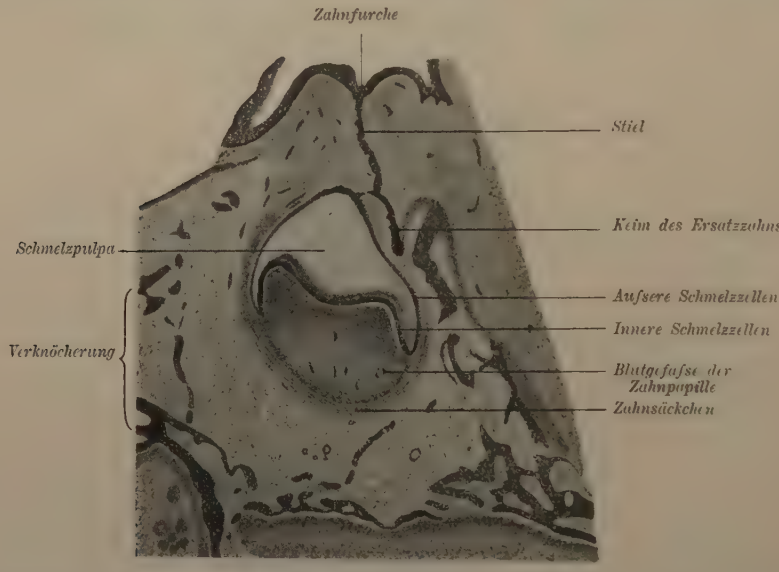



Fig. 261. Längsschnitt durch die Zahnanlage im Unterkiefer eines 5monat. menschlichen Embryos. Vergr. etwa 25 : 1.

Schleimhaut entstehende Menge von Papillen, die Zahnpapillen, glockenförmig von unten her eingestülpt. Die interpapillaren Strecken des Schmelzkeimes schwinden, und so zerfällt die Schmelzleiste in die Schmelzorgane der einzelnen Milchzähne. Der Zusammenhang der Schmelzorgane mit der Basalzellenschicht des Kieferepithels erscheint auf Querschnitten eingeschnürt und wird als „Stiel“ bezeichnet. An jedem Schmelzorgan kann man jetzt die der Papille aufsitzende, aus Zylinderzellen bestehende Schicht der inneren Schmelzzellen und die den übrigen peripheren Teil des Schmelzkeimes, welcher in den Stiel übergeht, aufbauenden äußeren Schmelzzellen unterscheiden. Die zwischen diesen beiden Zellenschichten befindlichen, anfänglich platten und polygonalen Epithelzellen

werden sternförmig und bilden, während Flüssigkeit zwischen ihnen auftritt, die gallertige Schmelzpulpa. Der Umschlagsrand der äußeren in die inneren Schmelzzellen wächst bis zum unteren Ende der Zahnanlage in die Tiefe und bildet so die Form, in welcher sich die spätere Schmelzkappe entwickelt.

Inzwischen hat sich das jede Zahnanlage umgebende Bindegewebe zu dem Zahnsäckchen verdichtet (Fig. 260 u. 261). Es schnürt das

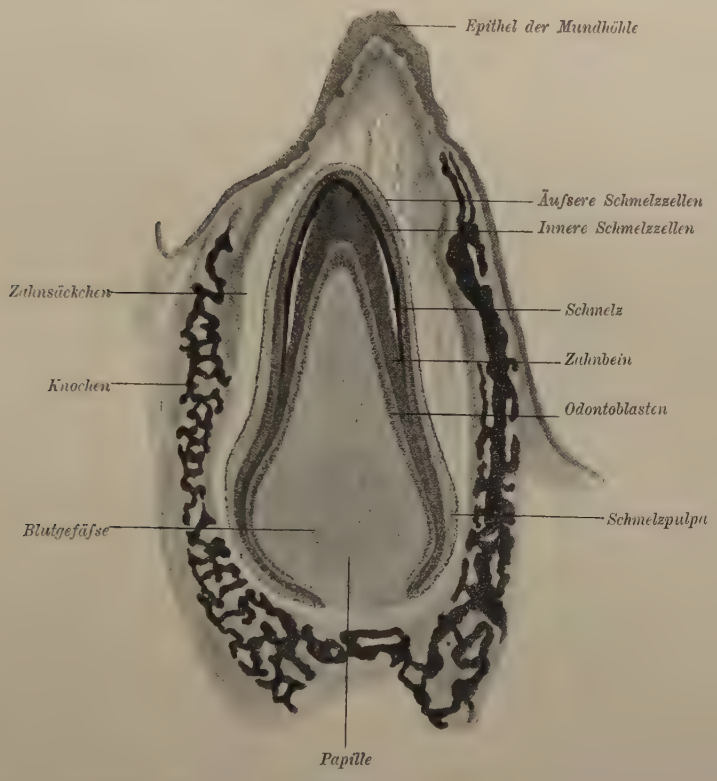



Fig. 262. Längsschnitt durch eine Zahnanlage im Unterkiefer eines neugeborenen Hundes. Vergr. etwa 25:1.

Schmelzorgan vom Stiele ab und sondert sich in eine innere lockere und äußere dichtere Lage. Papille und Säckchen werden bald von Blutgefäßen durchzogen.

Zuerst wird die Zahnkrone und zwar dadurch gebildet, daß die inneren Schmelzzellen auf der Papille im Bereiche der späteren Krone sehr stark in die Länge wachsen. Jede Schmelzzelle produziert nun mit ihrer Basalseite eine verkalkende Masse, das spätere Schmelzprisma (Fig. 263). Unter sich sind die Schmelzprismen durch Kittsubstanz verbunden, auf deren Kosten sie allmählich an Dicke zunehmen. Der Schmelz ist also eine Basalabscheidung der

inneren Schmelzzellen, also epithelialer Herkunft. Die inneren Schmelzzellen bilden am Rande der Kronenanlage keinen Schmelz. Sie legen sich abgeflacht dicht an die äußeren Schmelzzellen an und bilden mit ihnen die Epithelscheide der Zahnwurzel. Die äußeren Schmelzzellen platten sich ab, verhornen und liefern das Schmelzoberhäutchen oder die Epidermicula des Zahnes. Die Schmelzpulpa, die Schmelzzellen und die Epithelscheide gehen bei dem Durchbruche der Zähne durch das Zahnfleisch spurlos zugrunde.

Unter der einen Teil der Zahnkrone bildenden Schmelzkappe entsteht das Zahnbein oder Dentin von der Papille her

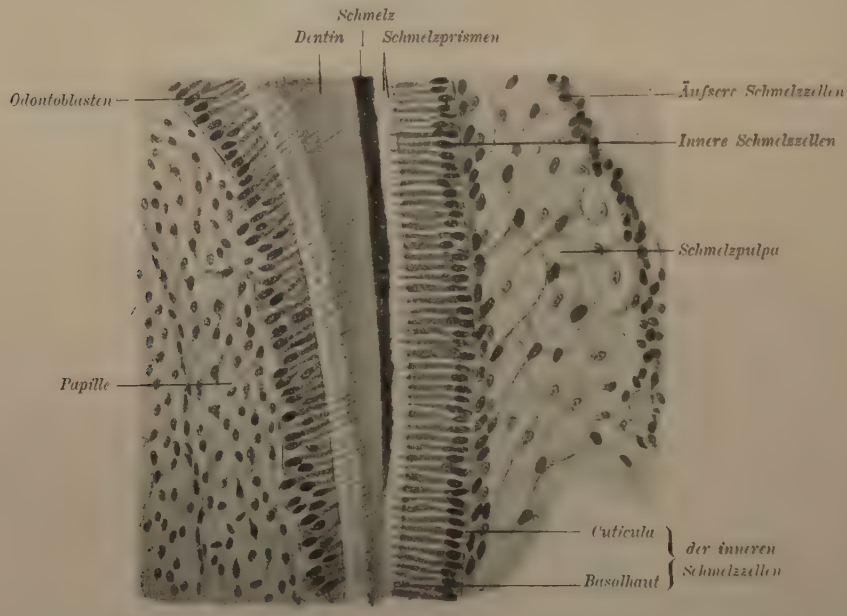



Fig. 263. Schnitt durch den Rand der Zahnkrone eines neugeborenen Hundes. Vergr. etwa 200:1.

(Fig. 263). Ihre oberflächlichen, unter dem Schmelze gelegenen Zellen bilden sich zu den länglichen geschwänzten Odontoblasten um. Das Zahnbein besteht anfänglich als Prädentin, d. h. aus einer dem Collagen ähnlichen, von den nicht leimgebenden Fibrillen, der Odontoblasten und Pulpazellen durchsetzten Masse. Später entstehen in dem Prädentin leimgebende Fasern, welche das anfänglich unverkalkte, aber bald verkalkende eigentliche Zahnbein oder Dentin bilden. Es enthält nur noch die als „Zahnfasern" bekannten Odontoblastenausläufer und verdickt sich durch Schichtenbildung von der Papille her. Die Zahnfasern werden in Dentinkanälchen eingeschlossen.

Die Substantia osteoides oder Wurzelrinde des Zahnes (Cement) wird erst nach der Geburt von der inneren Schicht des

Zahnsäckchens dem Dentin aufgelagert. Die äußere Schicht des Zahnsäckchens wird zum Periost der inzwischen durch die Verknöcherung der Kiefer gebildeten Alveolen.

Das Dentin ist modifizierter Knochen, die Wurzelrindensubstanz ossifiziertes Bindegewebe.

Die Basalhaut der inneren Schmelzzellen entsteht erst nach der Geburt. Die Cuticula dagegen liegt auf deren peripheren Zellenden (vergl. Fig. 260 u. 263).

Diese für schmelzkappige, auf einfachen Papillen sitzenden Zähne gültige Entwicklungsart modifiziert sich etwas für die auf geteilten Papillen entstehenden schmelzhöckerigen Zähne (Molaren). Bei diesen bilden sich auf jedem Papillenhöcker Schmelz- und Dentinscherbchen, die erst durch nachträgliche Konfluenz die Krone liefern. An deren Bildung schließt sich dann die Anlage der mehrfachen Zahnwurzeln in derselben Weise wie bei den einwurzeligen Zähnen an.

Schon in der siebzehnten Fetalwoche, noch ehe die Anlage der Milchzähne beim Menschen beendet und dieselben durch das Zahnsäckchen von den Stielen der Schmelzorgane abgeschnürt sind, entsteht von diesen Stielen aus zungenwärts von der Anlage des Milchzahns ein Epithelsproß, der sekundäre Schmelzkeim oder die Anlage des Ersatzzahnes (Fig. 261). Seine Entwicklung vollzieht sich in derselben Weise wie die des Milchzahnes, nur viel langsamer.

Die Anlagen der Molarzähne, welche, zur ersten Zahnserie gehörig, nicht gewechselt werden, entstehen aus den nach hinten verlängerten Enden der Zahnleiste. In der siebzehnten Woche legt sich der erste, im sechsten Monat nach der Geburt der zweite Molarzahn an. Der dritte Molar (Weisheitszahn) des Menschen entsteht aus dem verdickten Ende der Zahnleiste gewöhnlich erst im fünften Lebensjahre, ohne sich in allen Fällen vollkommen zu entwickeln und die Schleimhaut zu durchbrechen. Hinter ihm findet sich mitunter noch ein abortiver, bald wieder sich zurückbildender Zahnkeim für einen nur ausnahmsweise auftretenden vierten Backzahn.

Die weitere Ausbildung der zweiten Zahnserie beginnt kurz vor der Geburt. Meist im siebenten Lebensjahre des Menschen setzt dann der Zahnwechsel dadurch ein, daß die Wurzeln der Milchzähne durch Odontoklasten aufgelöst (ὀδοῦς = Zahn, κλάζειν = brechen) werden. Dadurch lockern sich die Zahnkronen und werden schließlich durch die an Größe zunehmenden Ersatzzähne zum Ausfallen gebracht.

Über die Reihenfolge des Durchbruchs der Ersatzzähne sind die anatomischen Lehrbücher einzusehen.

Nach der Wurzelbildung bleibt der Wurzelkanal entweder dauernd weit und erlaubt dadurch eine kontinuierliche ausgiebige Ernährung des Zahnes, wie bei den immerwachsenden Zähnen mit offener Wurzel (Schneidezähne der Nager,

Hauer des Schweines, Stoßzähne des Elefanten), oder der Wurzelkanal verengt sich nach vollendeter Ausbildung des Zahnes mehr und mehr, schnürt die Papille stielartig ein und behindert dadurch allmählich die Ernährung des Zahnes, der nun nicht mehr wächst, sondern langsam parallel der Abnützung seiner Krone aus der Alveole emporgeschoben wird (Zähne mit geschlossener Wurzel, z. B. Zähne der Raubtiere und des Menschen).

Die Zähne sind laut Zeugnis der vergleichenden Entwicklungsgeschichte und der vergleichenden Anatomie ableitbar von suprapapillaren Schmelzbildungen der äußeren Haut, den Hautzähnchen oder Placoidorganen (πλάξ = Platte, εἶδος = Gestalt, Form) der Haie und Rochen. Auf einer Hautpapille wird bei den Haien ein von der Epidermis bedeckter Schmelzüberzug gebildet. Von der bindegewebigen Papille aus entsteht Dentin, und an der Papillenbasis bildet sich eine kleine Knochenplatte, die Basalplatte,

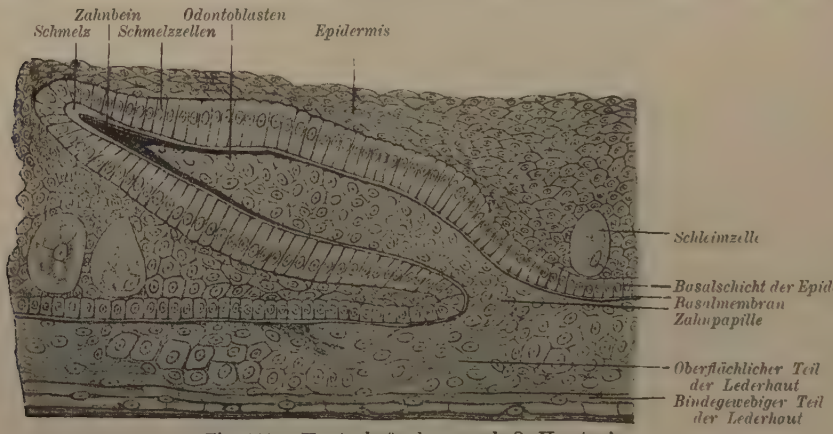



Fig. 264. „Hautzahn"anlage nach O. Hertwig.

auf welcher das aus Schmelz und Dentin bestehende Placoidorgan aufsitzt. Damit sind die drei wesentlichen Substanzen eines Zahnes gegeben, an deren Bildung sich also neben dem Epithel das Bindegewebe beteiligt.

Diese Schutzorgane können sich in Schmelzschuppen oder in der Mundhöhle und auf den Kiefern zu Organen zum Ergreifen, Festhalten und Zerkleinern der Nahrung, zu Zähnen, umbilden.

Da die Mundhöhlenschleimhaut aus einer Einstülpung der äußeren Haut hervorgeht, darf es nicht auffallen, daß sie dieselben Gebilde produziert wie jene, und daß ursprünglich die ganze Innenfläche der Mundhöhle (viele Fische) Zähne trägt, welche ebenso wie die der Haut papillaren Bildungen aufsitzen, aber noch nicht in Kieferknochen eingekeilt sind wie die Zähne der Säugetiere und des Menschen. Bei diesen differenzieren sich die Zähne je nach ihrer mechanischen Inanspruchnahme nach Form und Größe in Schneide-, Eck- und Backenzähne. Gleichzeitig reduziert sich ihre Zahl.

Die Basalplatten werden am Kopfe immer regelmäßiger, verlieren ihre Zähne bis auf die der eigentlichen Kieferknochen und werden so Veranlassung zur Bildung des Unterkiefers sowie der Schleimhaut-, Haut- oder Belegknochen des Schädels. Die auf dem Kieferbogen sich anlegenden, später am meisten mechanisch in Anspruch genommenen Zähne bilden Wurzeln aus, mit denen sie sich in das Bindegewebe der Kieferanlage einsenken. Sie werden bei den Säugetieren bei der Verknöcherung des Kiefers in Alveolen durch Gomphose (*γόμφωσις* = Einkeilung) besonders gut befestigt.

Abnorme Richtung und Verwerfungen von Zahnkeimen und damit der Durchbruch von Zähnen an abnormen Standorten (z. B. Nasenhöhle, harter Gaumen) sind ebensowenig selten wie Vermehrung und Verminderung der Zähne.

### a) Anhangsorgane des Vorderdarmes.

#### Die Thymusdrüse und die Schilddrüse.

Die Entwicklung der Thymusdrüse ist zurzeit noch insofern strittig, als für verschiedene Tiere bald eine nur ektodermale (Maulwurf), bald eine rein enterodermale (Mensch) und endlich eine gemischt

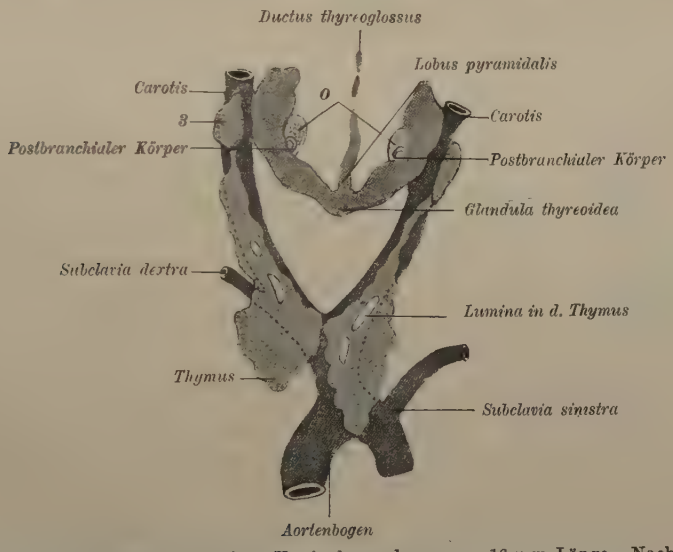



Fig. 265. Schlundtaschenderivate eines Kaninchenembryos von 16 mm Länge. Nach Verdun. Etwas abgeändert. *3* und *o* = Epithelkörperchen.

ekto-enterodermale Anlage (Schwein) behauptet wird. Der ektodermale Teil entsteht als Epithelwucherung des Bodens des Sinus praecervicalis, die enterodermale Anlage entsteht im wesentlichen als beiderseitiger blindsackartiger Auswuchs aus dem ventralen Teile der zweiten Schlundtasche.

Die Anlage des Thymus ist also eine rein epitheliale. Die ektodermale und enterodermale Anlage verbinden sich später zu einem histologisch völlig gleichartigen Organe (Schwein), das sich von den Schlundfurchen abschnürt und bis zum Herzen in die Brusthöhle

hinunterwuchert. Die schlauchförmige Thymusanlage enthält eine sehr enge Höhle innerhalb einer mehrfach geschichteten epithelialen Wand. Sie treibt an ihrem unteren Ende nach Art einer traubenförmigen Drüse solide Sprossen. Durch weitere Sprossenbildung erhält das ganze Organ beim Menschen im zweiten und dritten Fetalmonat lappigen Bau. Nun wachsen auch Blutgefäße und Bindegewebe in dasselbe ein. Die beiden Hälften verschmelzen durch Vergrößerung nach der Geburt in der Medianlinie (Fig. 266), und der aus einem rechten und linken Lappen bestehende Thymus liegt nun zwischen dem Brustbein, dem Herzbeutel und den großen Gefäßen und reicht mit seinen oberen Enden bis zur Schilddrüse. Dieser Ausbildung entsprechen Veränderungen in dem histologischen Aufbau des Organes. Seine anfangs dicht gelagerten Epithelzellen lockern sich und sind, ähnlich der Schmelzpulpa, durch Ausläufer verbunden. Gleichzeitig setzt sich der Thymus scharf durch eine bindegewebige Grenzlage gegen die Umgebung ab. Durch wiederholte Teilungen werden ihre Epithelzellen immer kleiner und scheinbar leukocytenähnlich. Die Drüsenmasse scheidet sich in die dunklere Rinde und das hellere Mark, dessen zentrale Zellen größer werden und größere Kerne und mehr Plasma als die kleinen Rindenzellen besitzen. Erst im vierten Monate treten beim Menschen Zerfallserscheinungen auf. In den Markzellen entstehen die aus flachen Epithelien konzentrisch geschichteten, unter dem Namen Hassalsche Körperchen bekannten verhornenden Epithelklümpchen. Auch an ihnen bemerkt man bald Zerfallerscheinungen.

Fig. 266. Thymusdrüse eines Kaninchenembryos von 16 Tagen, vergröß. Nach Kölliker. *a* = Thymuskanal, *b* = oberes, *c* = unteres Ende des Organes.

Gleichzeitig mit dem Auftreten dieser Zerfallserscheinungen treten Leukocyten aus den Blutgefäßen zur Resorption der zerfallenden Massen im Marke auf. Die Thymuszellen selbst produzieren jedoch keine Leukocyten. Nach den ersten Lebensjahren zerfällt das Organ in getrennte von Fett umhüllte Abschnitte von verschiedener Größe, die sich bis in das höchste Greisenalter erhalten können.

Der vielfach beliebte Vergleich des Thymus mit einer Lymphdrüse wird von neueren Forschern, abgesehen von der verschiedenen Entwicklung beider Organe, wegen des Fehlens der „Keimzentren“ und des Mangels an echtem retikulären Gewebe als unstatthaft abgelehnt.

Die Schilddrüse (Glandula thyreoidea) entsteht bei allen Wirbeltieren und beim Menschen als unpaare mediane Ausstülpung der ventralen Schlundwand zwischen den beiden zweiten Schlundbogen,

schnürt sich von ihrem Mutterboden ab und bildet entweder wie bei den Ichthyopsiden einen soliden Epithelkörper oder wie bei den Vögeln, den Säugern und dem Menschen eine Epithelblase. Diese wird dann zu einem soliden Körper mit zwei Seitenlappen und einem Mittellappen (siehe Fig. 265), der bald von Gefäßen durchsetzt wird. In der Folge bleiben die stark heranwachsenden Seitenlappen entweder durch einen Isthmus von wechselnder Breite verbunden oder bestehen nach dessen Schwund als getrennte Gebilde.

Das Foramen caecum am Zungengrunde markiert zeitlebens die einstige Mündung des Ausführungsganges der Schilddrüse des Ductus thyreoglossus, der sich in der Regel mit dem Mittellappen des Organes bald zurückbildet (Fig. 331).

So erklärt sich der Mangel eines Ausführungsganges an der fertigen Schilddrüse.

Ausnahmsweise aber bleibt der Mittellappen in größerer oder geringerer Ausdehnung zeitlebens als Lobus pyramidalis bestehen, dessen oberes bindegewebiges Ende sich unter dem Zungenbein verliert. In anderen Fällen erhalten sich nur Teile des Lobus pyramidalis als isolierte Nebenschilddrüsen von wechselnder Größe. Auch im Zungengrunde können kleine Epithelreste des Ductus thyreoglossus sich erhalten und später Cystenbildungen veranlassen.

Die epithelialen Teile des Organes wachsen zu zahlreichen sich miteinander verbindenden Strängen mit enger Lichtung und einem Belage von Zylinderzellen aus. Sie treiben blasige Erweiterungen mit engen Stielen, die sich abschnüren und zu den durch gefäßreiches Bindegewebe zusammengehaltenen Drüsenfollikeln werden. Diese erweitern sich unter Abscheidung von kolloiden Massen nach der Geburt mehr oder weniger.

Als Epithelkörperchen werden kleine aus Epithel und Bindegewebe bestehende Gebilde beschrieben, deren Auftreten an den Verschluß wirklicher Kiemenspalten geknüpft ist, die also den Fischen fehlen, und von den Amphibien an bis zum Menschen gefunden werden. Sie bilden sich dorsal von der Thymusanlage aus der dritten und vierten Visceraltasche (Fig. 265, 3 und 4), haben aber mit der Bildung des Thymus, mit welchem sie nach Abschnürung von ihrer Bildungsstelle verbunden bleiben können, nichts zu tun.

Als postbranchiale oder ultimobranchiale Körperchen (Fig. 265) bezeichnet man paarige kleine, bei vielen Wirbeltieren und auch beim Menschen bekannte Epithelabschnürungen des fünften rudimentären Schlundtaschenpaares. Sie lösen sich von ihrem Mutterboden ab, lagern sich der Schilddrüse mehr oder minder innig an und dürfen, da sie kein Schilddrüsengewebe liefern und sich in der Regel bald zurückbilden, nicht mit Nebenschilddrüsen verwechselt werden. Man deutet sie als eine bei Säugetieren funktionslos gewordene Drüse ohne Ausführungsgang, die aus epithelialen Cysten, Sprossen und Schläuchen besteht.

Auch das als Carotidendrüse beschriebene Gebilde findet sich von den Amphibien an aufwärts als ein an der Teilungsstelle der Carotis communis gelegenes kleines rötliches Körperchen. Es wird entweder nur als Wucherung der

Gefäßwand oder als Rest einer Schlundtasche betrachtet, welcher mit der zur Carotis werdenden Wand des dritten Aortenbogens in Verbindung tritt. Bedeutung unklar.

## Entwicklung des Kehlkopfes.

Die erste Spur des Kehlkopfes erscheint bei menschlichen Embryonen von etwa zwanzig Tagen in Gestalt zweier symmetrischer halbkugeliger Wülste an der ventralen Wand des Vorderdarmes zwischen der vierten Visceraltasche und dem Beginne der Magenanlage. Diese Wülste bilden als rudimentäre fünfte Schlundbogen die Anlage des

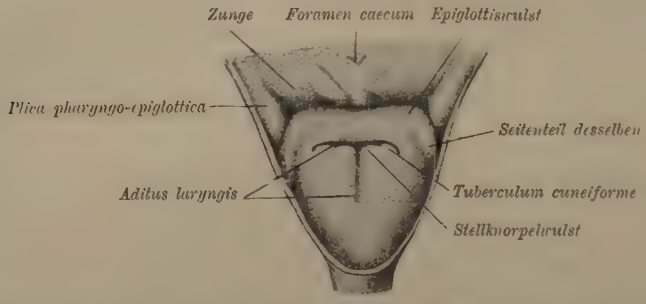



Fig. 267. Kehlkopfanlage eines menschl. Embryos von 40—42 Tagen. Nach Kallius. Vergr. etwa 15:1.

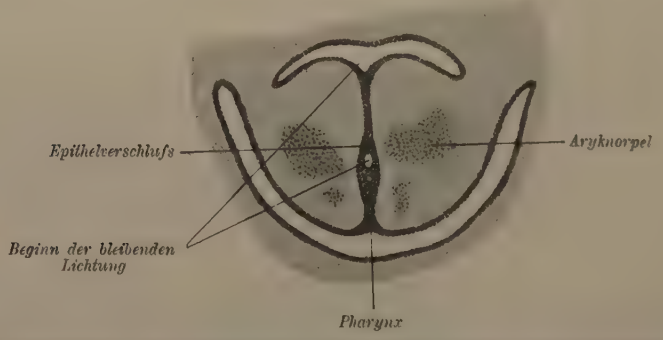



Fig. 268. Querschnitt durch den Kehlkopf eines menschl. Embryos von 40—42 Tagen. Nach Kallius. Vergr. etwa 30:1.

Kehlkopfeinganges, aus welchem später die Stellknorpel hervorgehen. Ein weiterer, vor dem vorderen Ende der Kehlkopfanlage auftretender Wulst enthält die anfänglich gemeinsame Anlage der Epiglottis und des Zungengrundes (Fig. 258 u. 259). Von dem unteren Rande der Stellknorpelwülste springt dann beiderseits eine frontal gestellte Längsleiste in die Lichtung des Vorderdarmes vor und trennt nach Verwachsung ihrer freien Kanten die ventrale Anlage der Luftröhre von der dorsalen Speiseröhre (Fig. 251).

Diese Verwachsung schreitet nach oben bis zu den Stellknorpelwülsten fort und ist am Schlusse des ersten Monats beendet. Die

übrigbleibende Kommunikation zwischen Respirations- und Darmrohr wird zum Kehlkopfeingang.

Inzwischen wachsen die Stellknorpelwülste bis zur Höhe der dritten Visceraltasche empor, und in dem freien Wulstrande werden zwei kleine, durch eine seichte Furche voneinander getrennte Erhabenheiten bemerkbar, das laterale Tuberculum cuneiforme und das mediale Tuberculum corniculatum. In deren Bindegewebe entstehen später die gleichnamigen Knorpelchen. Die Epiglottisanlage erscheint jetzt als deutlicher Epiglottiswulst (Fig. 267) zwischen Zungengrund und Kehlkopfeingang.

Nun streckt sich die Trachealanlage in die Länge. Ende des ersten Fetalmonats ist die aus den Arytenoidwülsten mit dem Tuberculum cornic. und cuneif. sowie aus dem Episglottiswulst bestehende Kehlkopfanlage unverhältnismäßig groß. Das Kehlkopflumen ist aber bis auf eine kleine röhrenförmige Kommunikation zwischen Rachen und Trachealanlage durch die an Dicke zunehmenden Wände geschlossen (Fig. 268). Der ursprünglich dreiseitige Kehlkopfeingang wird ankerförmig. Das Mittelstück der Epiglottisanlage liefert den Kehldeckel, ihre Seitenteile werden zu den Plicae aryepiglotticae. Unter Lösung der vorübergehenden Epithelverklebung des Kehlkopfraumes in der 10.—11. Woche erhält der Larynx seine bleibende Form. Gleichzeitig erscheinen die Stimmbänder. Der Ventriculus laryngis entsteht in der achten Woche als kurzer Blindsack, und mit seiner vollkommenen Ausbildung wird auch die Plica ventricularis und vocalis deutlich.

Von dem Knorpelskelet des Kehlkopfes erscheint zuerst die Cartilago cricoidea vor Ende der vierten Woche. Sie darf als modifizierter oberster Trachealring betrachtet werden.

Die Entwicklung der Cartilago thyreoidea folgt der Entwicklung des Zungenbeines.

Am 39. Tage des Fetallebens sind die kleinen Zungenbeinhörner bedeutend größer als die großen (Fig. 269). Diese biegen mit ihren Dorsalenden bogenförmig nach unten um und gehen in die Anlage des oberen Hornes des Schildknorpels und dadurch in die paarige Anlage der Schildplatten über. Ihre Verknorpelungskerne breiten sich vom oberen Rande der Plattenanlage aus. Ein jederseits an der dorsalen Seite der Schildknorpelplatte auffallendes — auch mitunter beim Erwachsenen erhaltenes — Loch deutet auf die Herkunft des Schildknorpels aus dem vierten und fünften Visceralbogenpaare. Erst in der 10.—13. Woche fließen die Schildknorpelanlagen unter Beteiligung eines unpaaren medianen Knorpelkernes in der Mittellinie zusammen. Gleichzeitig trennt sich das obere Schildknorpelhorn von dem großen Zungenbeinhorn. Der Rest der Verbindung besteht als Ligamentum hyothyreoideum

laterale und enthält das knorpelige Corpusculum triticeum, ein Überbleibsel des beim Menschen oft bis zum Verschwinden zurückgebildeten oberen Schildknorpelhornes. Die Incisura thyreoidea entsteht erst nach der Vereinigung beider Schildknorpelanlagen. Cornu inf. und Linea obliqua bilden sich in der 14.—16. Woche gleichzeitig mit der Articulatio cricothyreoidea aus.

Die Stellknorpel entstehen in der siebenten Woche als scharfbegrenzte Knorpelkerne. Die Spitze des Processus vocalis bleibt bis zur 16. Woche bindegewebig. Erst in der 20. Woche tritt die Cartilago epiglottica im Mittelteil des Epiglottiswulstes auf. Die Cart. cuneiformes entstehen in der 29. Woche. Sie hängen bei Tieren, aber nicht beim Menschen, mit dem Epiglottisknorpel zusammen.

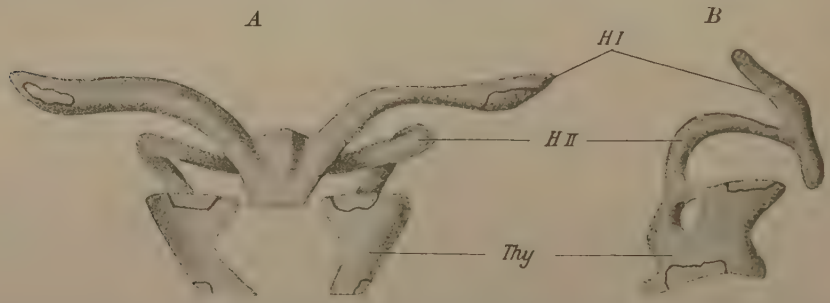



Fig. 269. *A* Vorder- und *B* Seitenansicht des Zungenbeines und der Kehlkopfknorpel eines menschlichen Embryos von 39—40 Tagen. Nach Kallius. Vergr. etwa 60:1. *H I* = kleines Zungenbeinhorn, *H II* = großes Zungenbeinhorn, *Thy* = Cartilago thyreoidea bei *B* mit dem Loche.

Die Kehlkopfmuskeln legen sich schon gegen Ende der vierten Woche an, aber erst beim neunwöchentlichen Embryo werden die einzelnen Muskeln deutlich.

Die Kehlkopfschleimhaut besteht noch in der 14. Woche nur aus einer Epithel- und einer Bindegewebslage, in welcher erst in der 16. Woche die Drüsenanlagen als fadenartige und keulenförmig verdickte Sprossen auftreten.

Der Kehlkopfeingang des menschlichen Embryos und Neugeborenen steht viel höher als der des Erwachsenen. Die Epiglottis steht im fünften Fetalmonat noch hinter dem Gaumensegel, und der Kehlkopf ragt wie bei den Säugetieren in das Cavum pharyngonasale herein. Erst nach der Geburt rückt der Kehlkopf in seine bleibende Lage herunter.

## Die Luftröhre.

Das anfänglich unpaare untere Ende der Anlage des Respirationsapparates treibt beim Menschen am 28.—29. Tage zwei bilateral symmetrische divergierende epitheliale Hohlknospen mit keulenförmig verdickten Enden: die Anlagen der Hauptbronchien und der

Lungen (Fig. 270). Der rechte Sproß ist länger als der linke und im Vergleiche zu diesem horizontal gerichteten mehr abwärts geneigt.

Die Luftröhre selbst entsteht als epitheliales, von zellenreichem Mesoblast umhülltes Rohr, in welchem bei Beginn der sechsten Woche die ersten Spuren der Knorpelringe vom Kehlkopf lungenwärts fortschreitend erkennbar werden. Ihre Verknorpelung beginnt um die achte Woche. Schon vor der Verknorpelung finden sich in der Paries membranacea der unverknorpelt gebliebenen Trachealwand, glatte Muskelfasern. Erst um die 16. Woche entstehen die Schleimdrüsen als zapfenartige Wucherungen aus der Basalschicht des geschichteten Epithels. Gleichzeitig mit dem Auftreten der Drüsen entstehen auch die elastischen Faserbündel.

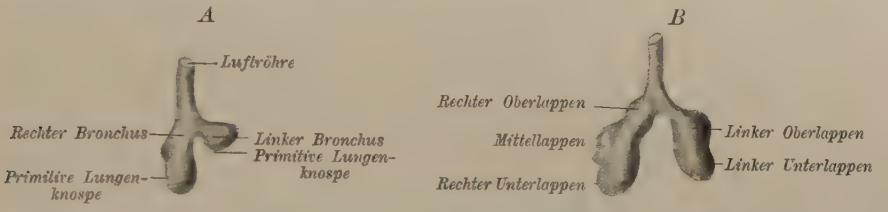



Fig. 270. *A* Modell der Lungenanlage von einem 8 mm langen menschlichen Embryo. *B* Modell der Lungenanlage von einem 13 mm langen menschlichen Embryo. Nach Blisnianskaja. Vergr. etwa 25 : 1. Ventralansicht.

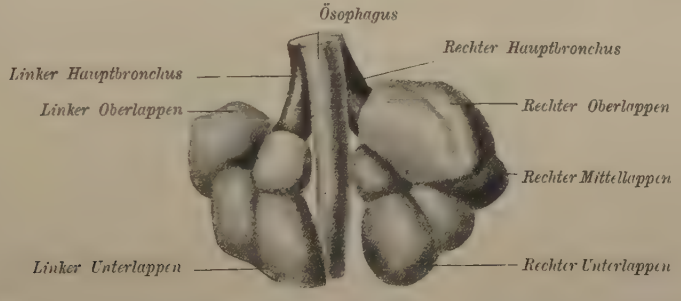



Fig. 271. Modell der Lungenanlage eines 18 mm langen menschlichen Embryos. Dorsalansicht nach Blisnianskaja. Vergr. etwa 25 : 1.

## Die Lungen

entwickeln sich bei allen Amnioten aus den blinden aufgetriebenen Enden der Bronchialäste (Fig. 251) nach Art einer alveolären Drüse. Dabei kommt es zur Sonderung eines luftleitenden und eines respirierenden Teiles, so daß ähnlich wie bei den Drüsen ein ausführender und ein sekretorischer Teil zu unterscheiden ist.

Die schon bei etwa 3 mm langen menschlichen Embryonen deutlichen Lungenknospen verlängern sich und verdicken sich an ihrem blinden Ende. Die rechte Lungenanlage bildet dann drei, die linke zwei kleine einfache Ausbuchtungen, die Anlagen der Stamm-Bronchien, und der Hauptlappen der Lunge.

Zuerst entstehen die ventrolateralen, dann erscheint der rechte apicale Bronchus; zuletzt treten die dorsolateralen Bronchien auf. Die Bronchialverzweigung geschieht nach dichotomischem Typus. Mit den beiden linken und den drei rechten Lungenknospen ist die Grundlage für die bleibende Lungengliederung des Menschen gegeben.

Der eparterielle oder rechte apicale Bronchus ist ein abgelöster nach oben verschobener dorsaler Zweig des rechten ersten ventrolateralen Seitenbronchus. Ebenso ist der Bronchus cardiacus ein abgelöster Ast des ersten ventrolateralen Seitenbronchus (Fig. 272).

An den zuerst äußerlich ungegliederten, von dickem Mesenchym umhüllten (Fig. 322) epithelialen Lungenanlagen entstehen dann auch zur äußerlichen Trennung der Hauptlappen führende Furchen (Fig. 271). Der rechte Ober- und Mittellappen entsprechen zusammen dem linken Oberlappen.

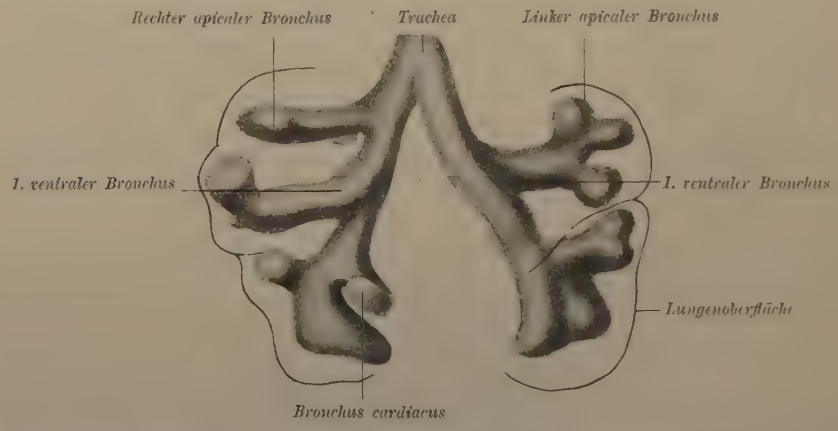



Fig. 272. Rekonstruktion der Anlage des Bronchialbaumes eines menschlichen Embryos aus der fünften Woche. Nach Kallius. Ventralansicht. Die Umrißlinien bezeichnen die äußere Lungenfläche.

Unter zunehmender Verästelung sondern sich die blinden bläschenförmigen Enden der Bronchialverzweigungen zu den Lungenläppchen. Der Bindegewebsüberzug der Lunge liefert, abgesehen von der Lungenpleura und von dem interstitiellen Bindegewebe auch die glatte Muskulatur und die elastischen Fasern der Lunge. In der 21. Woche werden die größeren Bronchialquerschnitte sternförmig und enthalten Flimmerepithel, Knorpelplatten und glatte Muskeln. Im Verlaufe des dritten Monats treten zuerst in den Blutgefäßen, dann in den größeren Bronchien und um die Mitte des fünften Monats auch im Lungengewebe elastische Fasern auf.

Ende des sechsten Monats enden die feinsten Bronchien in den mit niederem Epithel bekleideten Lungenbläschen. Gleichzeitig wird das Bindegewebe zwischen Bronchien und Bläschen spärlicher. Die

Lungenarterien entstehen aus dem fünften, ursprünglich sechsten, Aortenbogen.

Der ursprünglich einfache aus je zwei Venen gebildete proximale Teil der Lungenvene entsteht aus dem Endothel des Sinus venosus des Herzens und wird erst später durch eine Falte der Herzwand von der Sinusmündung geschieden, der linken Vorkammer zugeteilt und in deren Wand einbezogen. (Siehe unter Herzentwicklung.)

Die embryonalen Lungen zeigen anfänglich keine Lungenspitzen, dagegen ist die Lungenbasis in eine Spitze ausgezogen (Fig. 271). Die Form der embryonalen Lunge wird durch das große fetale Herz, welches die Lungen in ventrodorsaler Richtung abplattet, beeinflußt.

Nach der Geburt treten außer Wachstum und Lageveränderungen an Kehlkopf und Trachea auch Veränderungen an der Lunge durch die Atmung ein. Die dunkle Farbe der luftleeren embryonalen Lunge wird nach Füllung der Alveolen mit Luft blaßrot. Das Alveolarepithel wird durch Zugspannung abgeflacht und zum respiratorischen Epithel.

## Entwicklung der Anhangsdrüsen des Mitteldarmes: Leber und Bauchspeicheldrüse.

Bei der Bildung des Herzens entsteht außer dem dorsalen auch ein ventrales Herzgekröse, an welches sich in kaudaler Richtung das ventrale Magen- und Darmgekröse anschließt (Fig. 250), welches die kleine Kurvatur des Magens und des Duodenums mit der vorderen Bauchwand verbindet. Es scheidet als bindegewebiges, aus disceralem Mesoblast bestehendes Septum in der Länge seines Verlaufes das Cölom in eine rechte und linke Hälfte. Außerdem besteht noch eine quere, jederseits den Sinus reuniens enthaltende, in das Cölom vorspringende Transversalfalte, das für die Entwicklung des Zwerchfelles wichtige Septum transversum (Fig. 274 und 283).

Das ventrale Darmgekröse und das Septum transversum zusammen haben die Form einer Kreuzfalte und bestehen aus lockerem Mesenchym, in welches sich sehr bald die erste Anlage der Leber in Form einer rinnenförmigen longitudinalen Ausstülpung der vorderen Darmwand einsenkt (Fig. 273). Die Wand dieser „Leberrinne" verdickt sich zum Leberwulst und reicht von dem hinteren Herzende bis zum vorderen Rande des Darmnabels. Während sich die Leber in dieser einfachen Form bei Amphioxus dauernd erhält, sprossen bei den Wirbeltieren aus dem Leberwulste ein kranialer Schlauch, die spätere Leber, und ein kaudaler, die Anlage der Gallenblase und des Ductus cysticus, hervor. Dann schnürt sich die Leberrinne von der Darmwand ab und bildet sich zu einem kurzen Stiel um, der zum Ductus choledochus (χολή = Galle, δέχομαι = aufnehmen) wird. Der kraniale Leberschlauch bleibt mit diesem durch den Ductus hepaticus, die Anlage der Gallenblase aber durch den

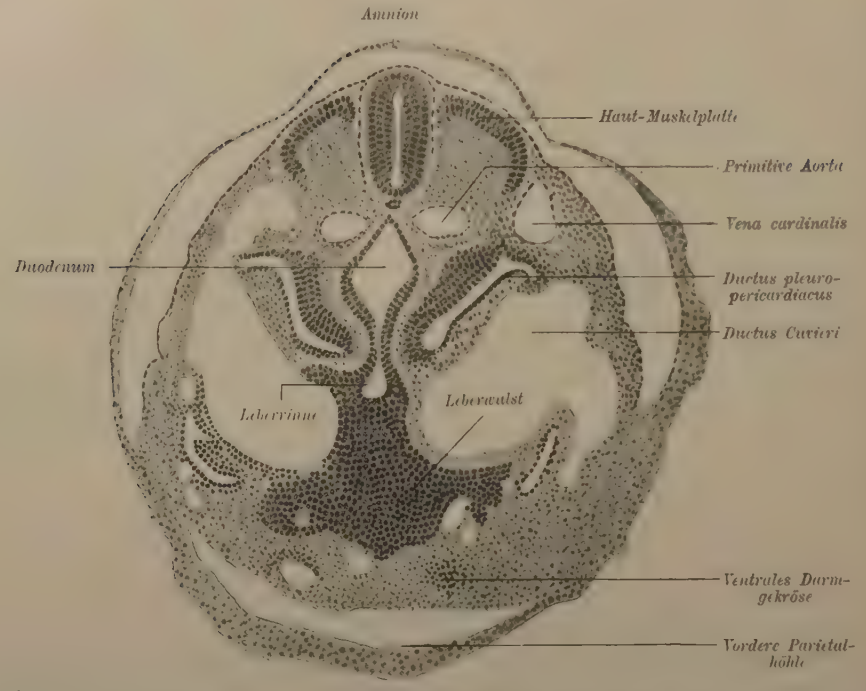



Fig. 273. Querschnitt durch die Leberanlage des Schafembryos von 17 Tagen und 22 Stunden in Fig. 158.

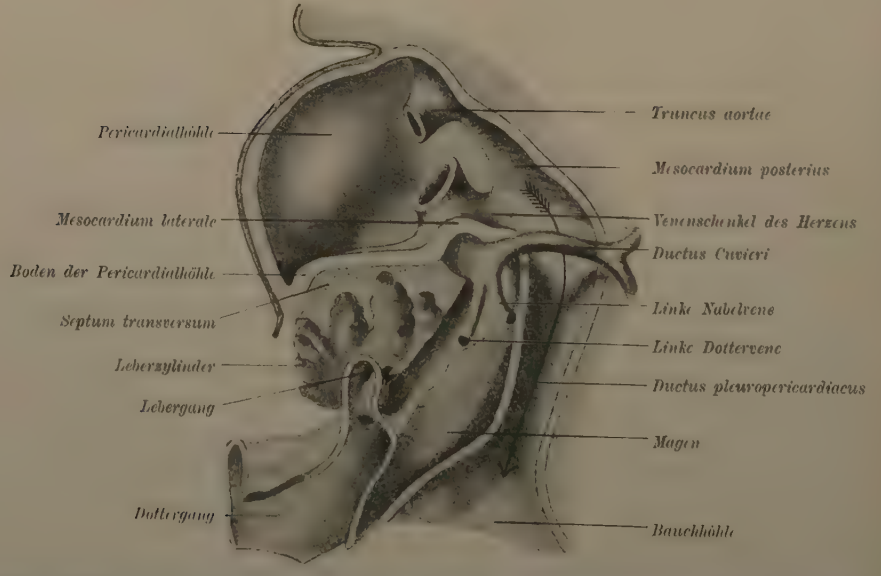



Fig. 274. Modell der Zwerchfell- und Leberanlage von einem menschlichen Embryo von 3 mm Länge. Vergr. etwa 16:1. Die laterale Wand der Pericardialhöhle ist entfernt. Nach His-Kollmann.

Ductus cysticus in Zusammenhang. Schließlich wächst der Ductus choledochus zu einem Rohr aus, welches die nun als selbständiges Organ erscheinende Leber mit dem Duodenum verbindet.

Die Drüsensubstanz der Leber entsteht dadurch, daß die Wand des Leberschlauches entweder Hohlknospen (Haie, Amphibien) oder solide Fortsätze (Vögel, Säugetiere und Mensch) in die lockere Bindesubstanz des ventralen Magengekröses hineintreibt, die dann entweder zu Röhren (Amphibien) oder zu soliden Strängen wie bei den Vögeln und Säugetieren auswachsen. Durch sekundäre Sproßbildung und durch das Verwachsen einander begegnender Sproßenden entsteht in einem Falle ein Netzwerk epithelialer Röhren, im anderen ein solches von soliden Zellenbalken (Fig. 276). Die Lücken

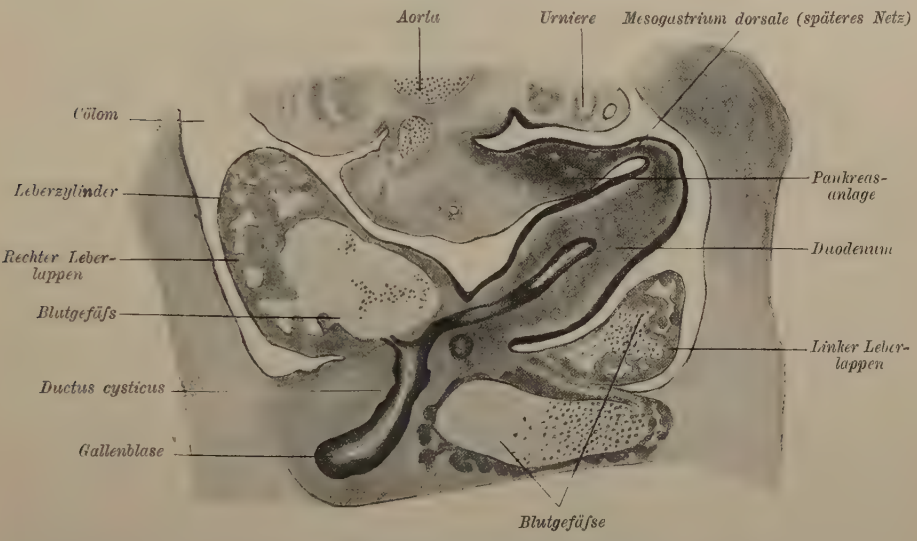



Fig. 275. Querschnitt durch die Leberanlage eines Igelembryos von 1 cm Scheitelsteißlänge. Vergr. etwa 50:1.

dieses Netzes enthalten aus der Vena omphalomeseraica hervorsprossende sehr weite Blutgefäße, deren Inhalt beim vierwöchentlichen menschlichen Embryo schon durch die Lebervene abgeleitet wird.

Die Leberanlage ist von dem Bindegewebe des ventralen Mesenteriums umhüllt und wölbt dieses beiderseits durch die Anlage des rechten und linken Leberlappens wulstig in die Leibeshöhle vor. Die netzförmigen Leberzylinder treiben nun neue Seitensprossen, die miteinander verwachsend, immer neue Epithelmaschen bilden. So nimmt die Leber rasch beträchtlich an Größe und an Masse der sezernierenden Leberzellen und Gallengänge zu.

Die Gallengänge entstehen durch interzelluläre Spaltbildung in den anfänglich soliden Leberzylindern Gleichzeitig bilden sich

einzelne Teile des Netzwerkes zurück. Der übrige Teil der Leberzylinder liefert die aus Leberzellen bestehende Drüsensubstanz der Leber. Während bei den Amphibien und Reptilien der netzförmig tubulöse Drüsenbau der Leber deutlich erhalten bleibt, verwischt er sich bei den Vögeln, Säugetieren und dem Menschen in hohem Grade.

Die kreuzförmige, aus dem ventralen Darmgekröse und dem Septum transversum bestehende Mesenchymmasse wird zur Bildung der bindegewebigen Leberkapsel, des interstitiellen Bindegewebes, der Leberbänder und des Bauchfellüberzugs der Leber verwendet.

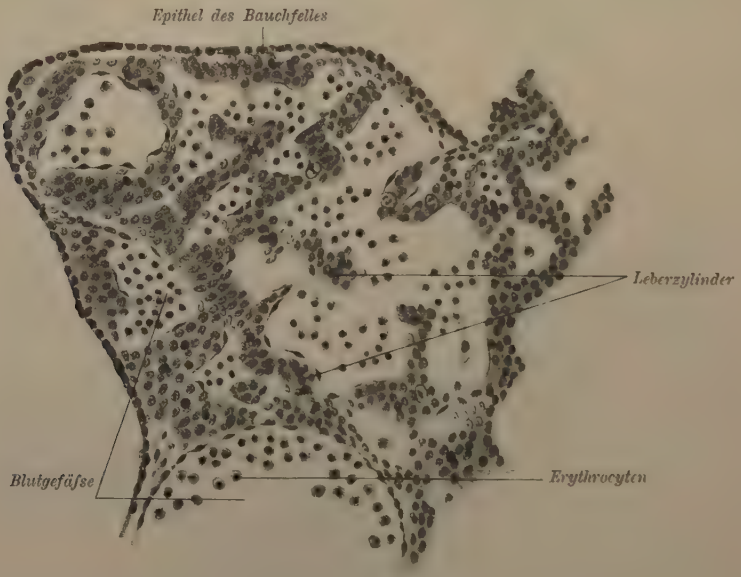



**Fig. 276. Querschnitt durch die Leberanlage eines Hundeembryos vom 25. Tage. Vergr. etwa 60 : 1.**

Der von der Zwerchfellfläche der Leber bis zum Nabel gehende Teil wird zum Ligamentum falciforme hepatis und enthält in seinem freien Rande die später zum Ligamentum teres obliterierende Nabelvene.

Der von der Leberpforte zur kleinen Kurvatur des Magens und zum Zwölffingerdarm verlaufende ursprünglich ebenfalls sagittal gestellte Teil des Mesogastrium ventrale wird zum Ligamentum hepatogastricum (ἧπαρ = Leber, γαστήρ = Magen) und hepatoduodenale. Es enthält den Ductus choledochus, die Leberarterie und die Pfortader und wird auch als kleines Netz oder Omentum minus bezeichnet.

Über die Entstehung des Kranzbandes der Leber siehe bei Zwerchfell.

Die embryonale Leber entwickelt sich anfangs symmetrisch. Sie wächst rasch zu beträchtlicher Größe heran und füllt die obere Bauchhöhle bis auf ein kleines von dem Magen, der Bauchspeicheldrüse und von den Dünndarmschlingen eingenommenes Gebiet aus. Die bei den verschiedenen Tieren sehr verschiedene Gestalt der Leber ist ein Ergebnis ihres Wachstums, ihrer Plastizität und des ihr von den übrigen Bauchorganen übrig gelassenen Raumes. Zuerst drängt die stark wachsende Leber den noch wenig entwickelten Darm bis zur Bildung eines Nabelbruches zur Seite; später wird sie durch die bedeutende Zunahme des Verdauungs-

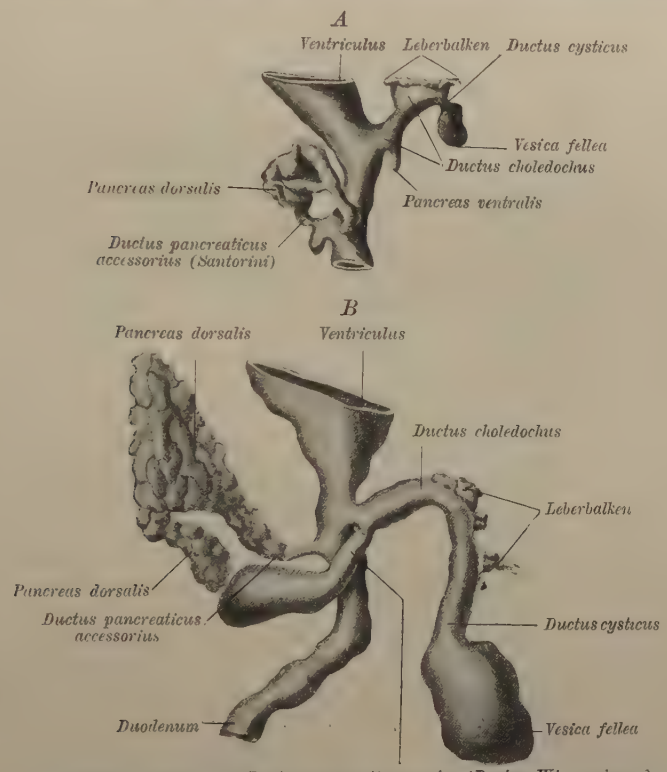



Fig. 277. Modelle zur Leber- und Bauchspeicheldrüsen-Entwicklung. Nach Hammar. Vergr. etwa 30:1. *A* von einem 8 mm langen Kaninchenembryo; *B* von einem 10 mm langen Kaninchenembryo.

kanales, vor allem des Magens, beeinflußt. Nach der Geburt wächst die Leber durch die Atmung des veränderten Blutstromes langsamer, und ihr Volumen reduziert sich dem Körper gegenüber sehr beträchtlich. Später bleibt der linke Leberlappen im Wachstum hinter dem rechten zurück. Seine Leberzellen atrophieren sogar in nicht unwesentlicher Ausdehnung (Appendix fibrosa), während die Gallengänge als „Vasa aberrantia" erhalten bleiben.

Da ein großer Teil des von den Embryonalanhängen in den Embryo zurückströmenden Blutes die Leber passiert, ist diese außerordentlich blutreich. Die Gallenabsonderung beginnt noch während

der intrauterinen Entwicklung und bedingt die pechartige Färbung des Fruchtkotes, des Kindspechs oder Meconiums (μηκώνιον = Mohnsaft, Opium, wegen der schwarzbraunen Farbe), der aus verschluckten Epidermisschüppchen, Wollhaaren, Schleim und Galle besteht.

Die fleischfarbige Bauchspeicheldrüse, das Pankreas (πᾶν = ganz, κρέας = Fleisch) entsteht aus drei Ausstülpungen des Enteroderms, deren zwei aus der ventralen, eine aus der dorsalen Wand des Duodenums hervorsprossen. Zuerst tritt die dorsale Anlage auf, dann erst

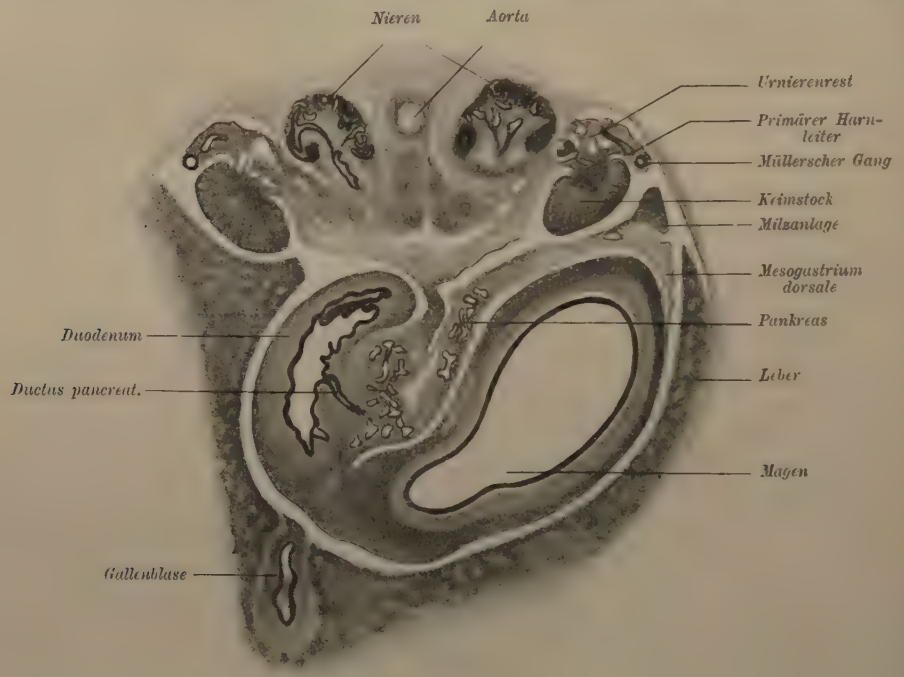



Fig. 278. Querschnitt durch Milz, Duodenum und Pankreas von dem 1,9 mm langen menschlichen Embryo (Fig. 126). Vergr. etwa 15 : 1.

folgen die beiden ventralen etwas kaudal und links und rechts von der Leberanlage gelegenen (Fig. 277 u. 278). Der die Knospen mit dem Darme verbindende Stiel wird an den ventralen, rasch miteinander verschmelzenden Pankreasanlagen zum Ductus pancreaticus major an der dorsalen zum Ductus pancreaticus minor oder accessorius. Durch die Achsendrehung des Duodenums werden ventrale und dorsale Pankreasanlagen einander genähert und verwachsen in der siebenten Woche des Fetallebens zu einem einheitlichen Drüsenkörper, in dem auch die Äste der dorsalen und ventralen Ausführungsgänge miteinander kommunizieren.

So erklärt sich das beim Menschen nicht seltene, bei Wiederkäuer, Schwein und Hund gewöhnliche Vorkommen eines Ductus pancreaticus

major und accessorius oder minor, also zweier Ausführungsgänge an einer scheinbar einheitlichen Drüse.

Das in das Mesogastrium eingewachsene Pankreas liegt zunächst frei beweglich zwischen der großen Kurvatur des Magens und der Wirbelsäule. Es muß also alle Lageveränderungen des Magens und des Mesogastriums mitmachen und wird so durch die Drehung des Magens in die Querstellung verlagert, in der wir es später finden. Dabei wird sein Kopf von der Duodenalschleife umfaßt, während sein Schwanzende in die linke Körperhälfte bis zur linken Niere und Milz auswächst.

Das Mesogastrium mit dem quergestellten Pankreas legt sich dann der hinteren Bauchwand an und verschmilzt mit deren wandständigem Bauchfellüberzug. So wird das ursprünglich im Mesogastrium bewegliche Pankreas retroperitonaeal an der hinteren Bauchwand fixiert.

## C. Organe und Systeme des Mesoblasts.

### I. Entwicklung der Bindesubstanzen, der Blutgefäße, des Blutes, der Lymphgefäße und der Lymphknoten.

#### 1. Entwicklung der Bindesubstanzen.

Der lockere Mesoblast breitet sich rasch zwischen den beiden primären Keimschichten aus. Durch die Cölombildung und durch die Auflösung der Sklerotome in Mesenchym erhält das ganze sekundäre Mesenchym rasch eine kompliziertere Gliederung. Es umhüllt nun die axialen Organe (Fig. 104) und umscheidet auch alle Aus- und Einstülpungen der beiden epithelialen Keimschichten sowie sämtliche durch Abschnürung aus diesen hervorgegangene Primitivorgane (Neuralrohr, Darmrohr, nebst Anhängen, Nasen- und Ohrgrübchen, beziehungsweise -Bläschen, Augenbecher usw.) ebenso wie die im Mesoblast entstandenen epithelialen Organe (die Urniere, die Anlage des Geschlechtsapparates usw.) Kurz, das Mesenchym liefert um die epithelialen Organe des Körpers die bindegewebigen Hüllen.

Sie bestehen zunächst 1. aus den polymorphen durch Ausläufer syncytial zusammenhängenden Mesenchymzellen und 2. aus einer zwischen diesen gelegenen gallertartigen Grundsubstanz. In dieser können später wechselnd zahlreiche leim- oder elastingebende Fasern auftreten. Dann besteht die Grundsubstanz aus diesen Fasern und dem sie enthaltenden Bindemittel.

Es ist noch strittig, ob die in der Grundsubstanz auftretenden Fasern Produkte der Grundsubstanz selbst sind, also interzellulär entstehen, oder ob sie von dem Exoplasma der Mesenchymzellen gebildet

und als intrazellulare Bildungen nur in die Grundsubstanz verlagert werden.

Wo die Gallerte des Mesenchyms an Epithelien grenzt, verdichtet sie sich zu einer amorphen Grenzschichte, der Membrana terminans, welche mit der schon früher seitens der Epithelien gebildeten und einer Basalhaut entsprechenden Membrana limitans prima verschmelzen und auch Muskel- und Nervenfasern umscheiden kann.

Je verwickelter sich die Gliederung des Embryos und seiner Anhänge gestaltet, um so komplizierter wird auch die Anordnung des Mesenchyms. Während es zuerst den Bau embryonalen Bindegewebes oder Gallertgewebes zeigt und als solches unter Fibrillenbildung bis zur Geburt im Nabelstrange bestehen bleibt, wird es an anderen Stellen durch überwiegende Faserbildung zu fibrillärem Bindegewebe.

Die Faserrichtung, -derbheit und -masse sind die Folge der in dem Bindegewebe wirksamen verschiedenen Druck- und Zugkräfte. Die Verwendung des fibrillaren Bindegewebes ist eine sehr vielseitige als Lederhaut, Zahnsäckchen, Haarbälge, Propria der Schleim- und serösen Häute, bindegewebige Grundlage der Embryonalanhänge; Muskel- und Sehnenscheiden, Sehnen, Muskelbinden. Propria der Drüsen (mit Ausnahme des aus der Membrana prima hervorgegangenen strukturlosen Teils der Glas- oder Basalhäute der Hautdrüsen, der Haarbälge und der „Intima", der Meninx vasculosa des Zentralnervensystems). Hirn- und Rückenmarkshäute und interstitielles Bindegewebe aller Organe.

Durch Ausscheidung von Elastin kann es zwischen den faserigen Elementen des Bindegewebes zur Bildung elastischer Fasern kommen. Durch deren Verschmelzung werden elastische Gitter und Platten gebildet. Durch Aufspeicherung von Fett können Zellen des interstitiellen Bindegewebes sich beim menschlichen Embryo vom vierten Monat ab in Fettgewebe umwandeln, dessen träubchenartige Anordnung in bestimmter Beziehung zu den Blutgefäßen steht.

In gewissen Regionen des embryonalen Bindegewebes bilden die Zellen Knorpelsubstanz oder Chondrin; es entsteht Knorpelgewebe. Durch Verdichtung der Grundsubstanz um die Mesenchymzellen wird zunächst Vorknorpel gebildet. Seine sich energisch vermehrenden Zellen werden durch Abscheidung der Knorpelkapseln zu Knorpelzellen. In der Grundsubstanz können sich dann während der Ausscheidung hyaliner Massen die kollagenen Fibrillenbündel des Faser- und die elastischen Massen des Netzknorpels entwickeln. Die Verknorpelung liefert widerstandsfähigere Teile, die sich schärfer gegen die bindegewebige Umgebung modellieren und als Knorpelskelet zu einem Stützgerüste für den Körper werden, das als Schutzorgan besonders wichtige Organe (Zentralnervensystem, gewisse Sinnesorgane, Eingeweide) mehr oder weniger vollständig umhüllt, gleichzeitig den Muskeln Ansatz gewährt und so zum passiven Bewegungsapparate wird.

Außer zum Aufbau des Knorpelskeletes werden Knorpel noch dazu verwendet, häutige Röhren klaffend zu erhalten (Kehlkopf, Luftröhre und ihre Verzweigungen), oder sie dienen als Stützen für im Dienste von Sinnesorganen stehende Hilfs- oder Schutzorgane (Nasenflügel, Ohrmuschel).

An die Stelle von Knorpel- sowohl als von Bindegewebe kann endlich unter Bildung einer neuen fibrillären Grundsubstanz und unter Ablagerung von Kalksalzen in diese Knochengewebe treten und zur Bildung des Knochenskeletes verwendet werden.

In Form von Lücken und Röhren im Mesenchym entstehen sehr früh Kanalsysteme zur Verbreitung flüssiger, später zellenhaltiger Ernährungsmaterialien in dem Embryonalkörper: die Blut- und Lymphgefäße. Durch nachträgliche Beteiligung glatter Muskulatur am Aufbau der Gefäßwände wird die Zirkulation und Verteilung dieser Säfte in wesentlicher Weise unterstützt. Durch besondere Entwicklung der Muskulatur an einer bestimmten Stelle bildet sich das den gesamten Inhalt des Gefäßsystems in stetiger geordneter Bewegung erhaltende Zentralorgan, das Herz. Die im Blute und in der Lymphe befindlichen Zellen werden von Mesenchymzellen gebildet und in besonderen Geweben (dem retikulären Bindegewebe) und Organen (den Lymphknoten) vermehrt, aus denselben von der Lymphe ausgeschwemmt und dem Blute zugeführt. Ein Teil derselben kann auch in den Geweben umherwandern und in dem Zellkörper Pigment bilden.

## 2. Die Entwicklung der Blutgefäße und des Blutes.

Im Gegensatze zum neugeborenen oder aus dem Ei ausgeschlüpften Organismus mit geschlossenem, einheitlichem Kreislauf sind zur Zeit der Anlage der Blutgefäße entoembryonale Blutgefäße des Embryonalkörpers und exoembryonale Gefäße der Embryonalanhänge zu unterscheiden. Beide entstehen unabhängig voneinander und vereinigen sich erst nachträglich zu den Gefäßen des embryonalen Kreislaufs.

Wie das Schema in Fig. 78 zeigt, breitet sich der Mesoblast nicht nur bilateral von den Wänden des Urdarms und der Urmundrinne, sondern auch als unpaare Platte von der Hinterlippe der Urmundrinne (als metastomaler Mesoblast) über den kaudalen Embryonalrand hinaus in dem Gebiete der Keimblase aus und veranlaßt dann die im hellen Fruchthof als „Mesoblasthof“ in den Figuren 70 A und 76 A abgebildete Trübung. Ihr Rand schiebt sich parallel der Ausbreitung des Mesoblasts immer weiter peripher bis in das Gebiet des dunkeln Fruchthofs bei den Sauropsiden und unter den Ektoplazentarwulst der Säuger vor.

Die ersten exoembryonalen Gefäße treten in dem Gebiete des metastomalen hinter dem Kaudalende des

Embryos gelegenen Mesoblasts entweder schon vor oder bei eben eintretender Segmentierung der Embryonen auf.

Mit der weiteren Ausbreitung dieser Gefäßanlagen auch zu beiden Seiten des Embryos nach vorne scheidet sich der Mesoblasthof der Sauropsiden in eine innere Zone, den Gefäßhof oder die Area vasculosa, und in eine äußere, den gefäßlosen Dotterhof oder die Area vitellina. Er entspricht dem noch cölomlosen soliden Rest des Mesoblasthofes der Säuger. Bald nach Auftreten der ersten

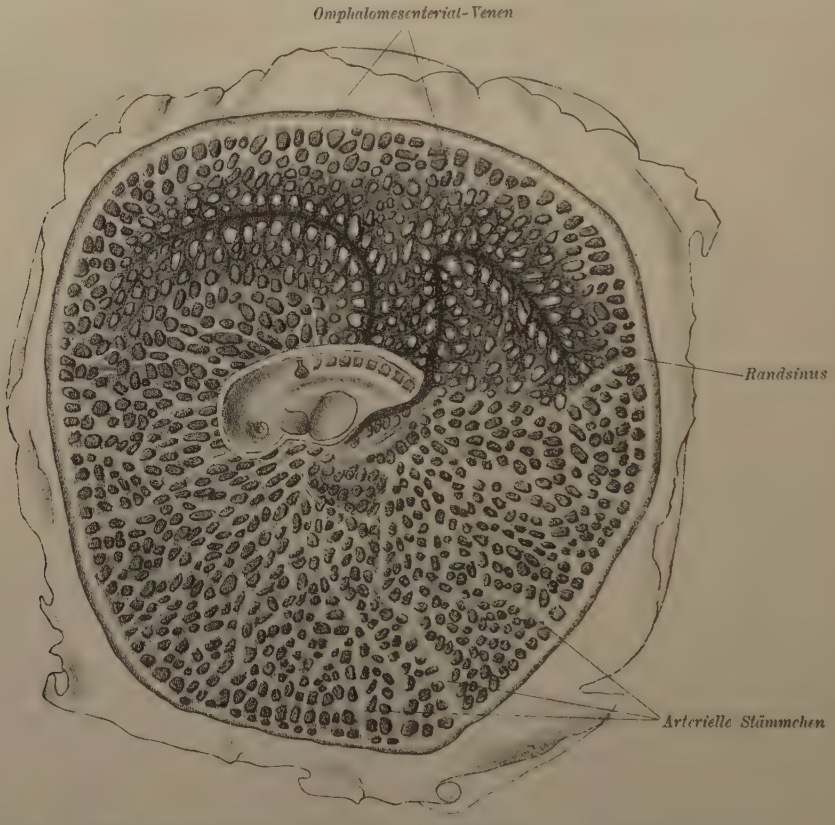



**Fig. 279. Gefäßhof der Nabelblase eines 9 Tage und 9 Stunden alten Kaninchenembryos. Nach van Beneden und Julin.**

als netzförmige Stränge im Flächenbild erscheinenden Gefäßanlagen fallen in diesen an der Peripherie des Gefäßhofes auch rote unregelmäßige Flecken, die ersten Blutbildungsherde, die Blutinseln oder Blutflecken auf.

Bei den Sauropsiden und manchen Säugern (z. B. Kaninchen, Pferd, nicht aber bei Katze, Hund, Fuchs, Reh, Schaf, Schwein, Mensch) ist der Gefäßhof durch ein Randgefäß, den Sinus terminalis, abgeschlossen. Die Anordnung des Dottersack- oder Nabelblasenkreis-

laufes ist bei Vögeln und Säugetieren aus den Figuren 137 und 279 ersichtlich.

Da bezüglich der histologischen Vorgänge bei der ersten Anlage der Blutgefäße noch mancherlei Lücken und Widersprüche bestehen, so beschränke ich meine Schilderung auf die wesentlichsten Punkte eigener Untersuchungen am Schafe, Hunde und an dem Kaninchen.

Die exoembryonalen Gefäße auf der Nabelblase sind bei den Säugetieren Bildungen des visceralen Mesoblastes, dessen Zellen durch feine Fortsätze als „Haftzellen" mit dem Dotterblatt der Nabelblase in innigere Verbindungtreten. Die zwischen diesen Haftzellen gelegenen Strecken buchten sich unter lebhafter Vermehrung ihrer Zellen sehr bald rinnenförmig aus und die vom visceralen Mesoblast

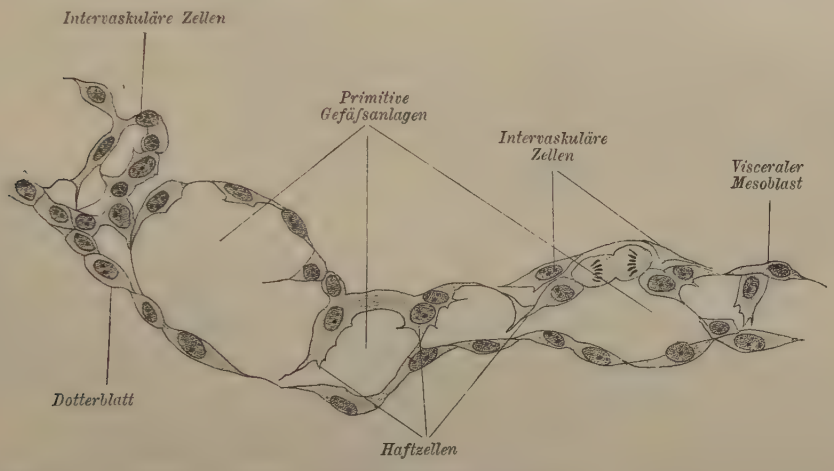



Fig. 280. Querschnitt durch die Nabelblase eines Schafembryos mit zwei Urwirbelpaaren von 14 Tagen 22½ Stunden.

umschlossenen Lücken vergrößern sich und werden, da auch die Haftzellen sich teilen und ihre Abkömmlinge sich zwischen Dotterblatt und die mesenchymatöse Lückenwand einschieben, in geschlossene kurze, netzförmig miteinander anastomosierende Hohlräume und Röhrensysteme, die primitiven Blutgefäße, umgewandelt. Ihre einschichtige Wand besteht aus den stark abgeflachten Binnen- oder Gefäßzellen den Endothelien. Die primitiven Blutgefäße liegen dem einschichtigen Dotterblatt auf.

Zwischen den Endothelwänden der netzförmig angeordneten primitiven Blutgefäße findet man von Anfang an noch vereinzelte Mesenchymzellen, die nicht zur Bildung von Endothel verwendet wurden, die intervaskulären Zellen. Durch fortgesetzte Teilung dieser Zellen kommt es zu einer mesenchymatösen Umhüllung der

primitiven Gefäße, sie erhalten eine vollständige Mesenchymscheide und werden so zu sekundären Gefäßen. Gleichzeitig werden sie durch Verdickung der ganzen Mesenchymanlage, in welcher sie verlaufen, vom Epithel der Nabelblase abgehoben (Fig. 281).

Dieselbe Art und Weise der Blutgefäßanlage und ihrer Umhüllung durch ein teils von intervaskulären Zellen, teils von dem parietalen Mesoblast geliefertes Mesenchym findet sich auch auf dem Amnion des Schafes; doch bilden sich da alle Gefäßanlagen, ohne jemals Blut zu enthalten, wieder zurück und nur die Anlage der medial von der Amnioswurzel verlaufenden Nabelvene (Fig. 249) geht einer weiteren Funktion entgegen.

Die entoembryonalen Gefäße entstehen im Embryo aus den „Gefäßzellen". Das aus diesen Zellen entstandene Endothelsäckchen des Herzens und die primitiven Embryonalgefäße setzen sich

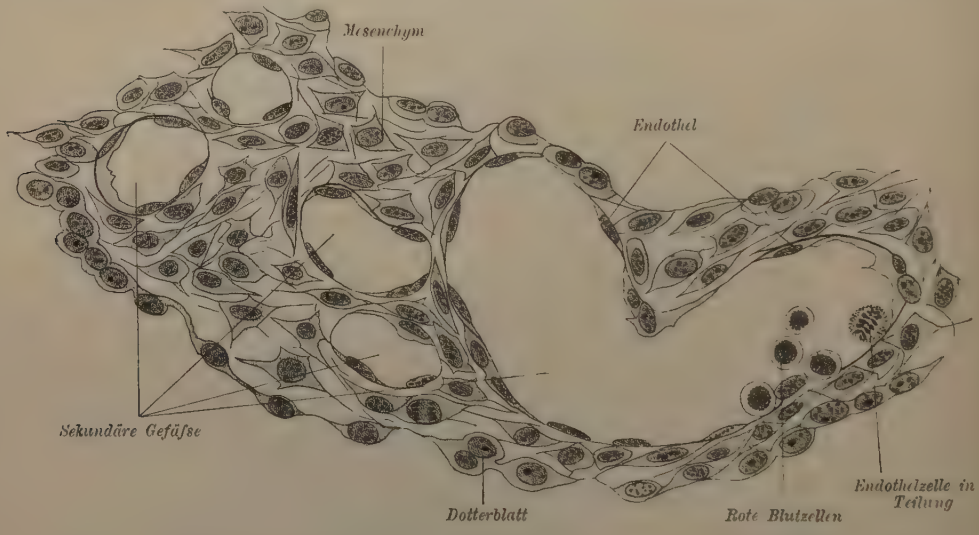



Fig. 281. Querschnitt durch die Nabelblase eines Schafembryos von 17 Tagen 22 Std. in Fig. 158. Vergr. etwa 300:1.

dann erst nachträglich durch die im hellen Fruchthof entstandenen Anlagen mit den übrigen exoembryonalen Gefäßen der Area vasculosa in Kommunikation.

Schon vor oder während der ersten Urwirbelbildung sieht man im Bereiche der hufeisenförmigen Anlage der Pleuropericardialhöhle zwischen Enteroderm und der späteren Herzplatte die ersten Spuren der Gefäßanlagen im Embryo in Gestalt vereinzelter, vielgestaltiger, runder oder verästelter, meist in Längs- und Querschnitt spindelförmiger Mesoblastzellen. Die Möglichkeit, daß sich diesen Zellen aus dem Enteroderm austretende Zellen zugesellen, ist mit Sicherheit nicht auszuschließen. Sämtliche Zellen vermehren sich rasch durch Teilung und breiten sich in longitudinaler und transversaler Richtung weiter

zwischen visceralem Mesoblast und Enteroderm aus. Sie verbinden sich zu Gruppen und Strängen und formieren (Fig. 89 *S*$_3$, 92—94) die Endotheltapete des Herzens und der primitiven im Embryo auftretenden Gefäße in derselben Weise, wie wir sie auf der Nabelblase verfolgt haben. Bald sieht man sie auch mit den Gefäßen der letzteren anastomosieren. Auch die entoembryonalen Gefäße erhalten dann seitens des Mesenchyms eine bindegewebige Scheide, während der Endothelschlauch des Herzens von der Herzplatte umschlossen wird (siehe Fig. 92).

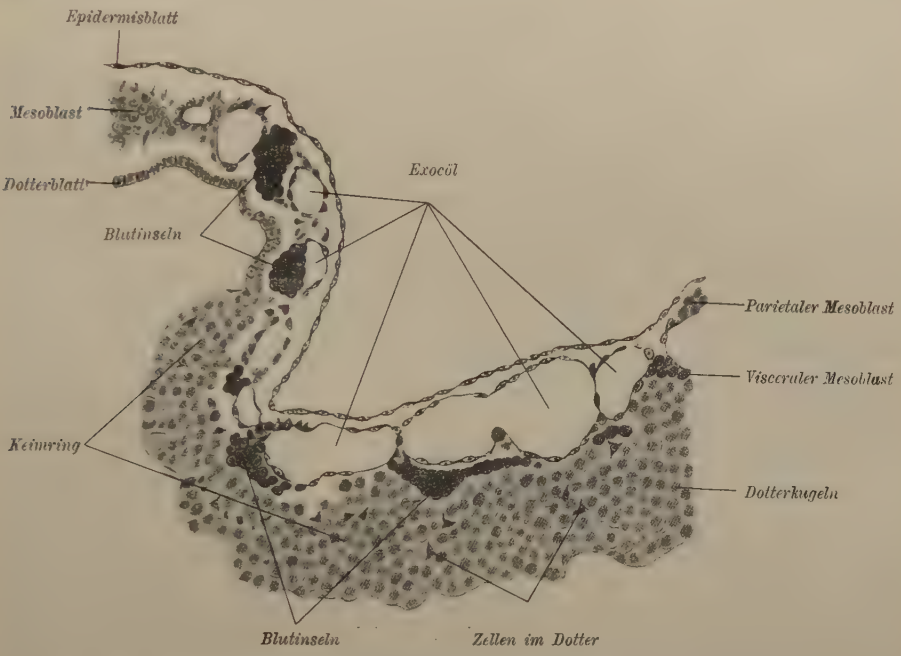



Fig. 281. Querschnitt durch den Keimring eines Hühnerembryos mit Neuralfurche, aber ohne Urwirbel. Vergr. etwa 300:1.

Diese Vorgänge sind beim Schafe, da bei ihm die Blutbildung verhältnismäßig spät nach Anlage der Blutgefäße einsetzt, und die Blutgefäße zwei bis drei Tage als auffallend weite, leere oder nur mit Flüssigkeit erfüllte Röhren bestehen, sehr übersichtlich. Im wesentlichen in gleicher Weise finde ich die erste Anlage der Blutgefäße beim Hunde.

Bei Reptilien und Vögeln beobachtet man die erste Gefäßbildung aus visceralem Mesoblast unter möglicher Beteiligung der Dotterzellen im Gebiete des Keimrings. Die ursprünglich soliden Blutinseln umhüllen sich mit Endothel und setzen sich mit den selbständig entstehenden zuerst leeren Blutgefäßanlagen im Mesoblast des hellen Fruchthofes zur Bildung des Gesamtgefäßnetzes in Verbindung (Fig. 281 und 282)

Die Mesenchymscheide der sekundären Gefäße differenziert sich später in die Elemente der eigentlichen Gefäßwand (glatte Muskeln, elastische Substanz und Bindegewebe). Nur die Kapillaren beharren auf ihrem primitiven Entwicklungsstadium und bestehen zeitlebens nur aus einer Endothelwand.

## Die Entwicklung des Blutes

ist nicht minder reich an strittigen Fragen wie die Entwicklung der Gefäße. Nach den gegenwärtigen Theorien ist sie in der Wirbeltierreihe keine einheitliche. In den Säugetierkeimen wird sie vom visceralen Mesoblast allein übernommen. Für die Keime der übrigen Wirbeltiere wird außerdem noch eine Beteiligung des Dotterblattes bald behauptet, bald ausgeschlossen.

Fig. 282. Querschnitt durch die Nabelblasenwand eines Hundeembryos von 25 Tagen. Vergr. etwa 350 : 1.

Die Bildung der roten Blutzellen wird, wie schon gesagt, zuerst bei allen Amnioten im Gebiete des Gefäßhofes in Gestalt unregelmäßiger roter Flecken, der Blutinseln, deutlich. Von da aus breitet sich die Blutbildung nach vorn, rechts und links vom Embryo aus und umrahmt schließlich als ein rotes, im Gefäßhof gelegenes Netz von Gefäßen den Embryo (Fig. 81 u. 82).

Die Mutterzelle aller zelligen Elemente des Blutes ist bei den Säugetieren die Mesenchymzelle; sei es, daß sie sich direkt in die Vorstufe von Blutzellen umwandelt, oder daß sie zuerst zur Endothelzelle wird und dann durch indirekte Teilung Blutzellen liefert, die entweder vereinzelt (Schaf) oder gleich in ganzen Klumpen (Hund) auftreten. Im letzten Falle können diese als primitive Blutzellen oder Hämogonien aus einem mit vielen sich lebhaft färbenden Kernen bestehenden Hämoplasmodium hervorgehen. Ein Teil dieser

Zellen wird unter Hämoglobinbildung zu Erythro- oder Hämoblasten und nach mehrfacher Teilung unter Kernverkleinerung, stärkerer Hämoglobinbildung und Verlust ihrer feinen ursprünglichen Körnung zu Erythrocyten (ἐρυθρός = rot). Beim Menschen und bei den Säugetieren wandeln sich diese unter Kernverlust in die charakteristischen scheibenförmigen, ovalen oder napfförmigen Gebilde, die roten Blutkörperchen oder Erythrosomen, um.

Die Erythrocyten der Nonmammalia behalten ihre Kerne dauernd.

Durch die, wahrscheinlich unter Vermittlung der Endothelien, in den Blutgefäßen auftretende Blutflüssigkeit (Plasma) werden die Hämogonienklumpen getrennt. Die einzelnen Zellen gelangen frei in den Kreislauf und werden in der Gefäßbahn verteilt.

Zu dieser Stätte exoembryonaler Blutbildung gesellen sich dann nach Rückbildung des Dottersackes oder der Nabelblase noch entoembryonale Bildungs- und Vermehrungsstätten für rote Blutzellen, vor allem in der Leber, in der Milz, möglicherweise auch in der Urniere und auch noch nach der Geburt und bei dem Erwachsenen im roten Knochenmarke. Man hat hier wirkliche Neubildungsstätten von Vermehrungsstätten, letztere namentlich an Stellen mit verlangsamter Zirkulation, zu unterscheiden.

Auch die Frage nach der Bildung der Leukocyten (λευκός = weiß) ist eine vielumstrittene. Sie gehen intravasculär aus den von Endothelien gebildeten primitiven Blutzellen hervor. Aber auch extravasculär im embryonalen Bindegewebe bilden sich aus Mesenchymzellen durch Abrundung und unter Loslösung die verschiedenen Arten von Leukocyten (granulierten, Wanderzellen etc.), die dann nachträglich durch die Lymphbahnen in das Blut gelangen können.

Im Gegensatze zu der hier gegebenen Schilderung sollen sich nach anderen die Blutgefäße der Säugetiere wie bei Vögeln als solide Zellstränge anlegen und sich erst sekundär in die Endothelwand und die gleich in Form von ganzen Klumpen auftretenden Erythrocyten scheiden. Meiner Meinung nach handelt es sich bei diesem Bildungsmodus nur um eine, z. B. im Vergleiche mit dem Schafe, verfrühte und sofort massenhafte Bildung von Hämoblasten. Anklänge an diese Massenproduktion im Gegensatze zur Einzelproduktion beim Schafe finden sich auch beim Hunde (Fig. 282 rechts).

Daß die erste Blutbildung in den Gefäßen des Dottersackes einsetzt, wird begreiflich durch die Tatsache, daß der Dotter der Meroblastier die einzige dem Embryo zur Hämoglobinbildung zur Verfügung stehende Eisenquelle ist. In welcher Weise dem Dotter das zur Hämoglobinbildung nötige Eisen durch die Erythroblasten entnommen wird, ist noch unbekannt. Sehr wahrscheinlich erhalten sie es durch Vermittlung der Dotterzellen. Aber auch der relativ spärliche Dotter der holoblastischen Säugetiere muß das für die erste Hämoglobinbildung nötige Eisen enthalten, denn die Blutbildung beginnt auf der

Nabelblase, ehe das Allantochorion die von der Mutter in Gestalt von Uterusblutungen oder Plazentarhämatomen gebotene neue und ausgiebige Eisenquelle auszunutzen vermag. Bei den achorialen Beutlern wird dem sehr unvollkommnen geborenen Beuteljungen das zu seiner weiteren Blutbildung nötige Eisen wahrscheinlich durch die Milch zugeführt.

### a) Das Herz.

Die Anlage und die Entwicklung des Herzens wurde (S. 128 u. ff.) bis zu dem Stadium verfolgt, in welchem das spindelförmige Herz kranial in den Truncus arteriosus übergeht, während sein kaudales, venöses Ende die Omphalomesenterial- und Nabelvenen sowie die Ductus Cuvieri aufnimmt (Fig. 283).

Seine weitere Entwicklung ist am besten vom Embryo des Kaninchens und des Menschen bekannt. Wir betrachten zunächst seine äußere Umbildung.

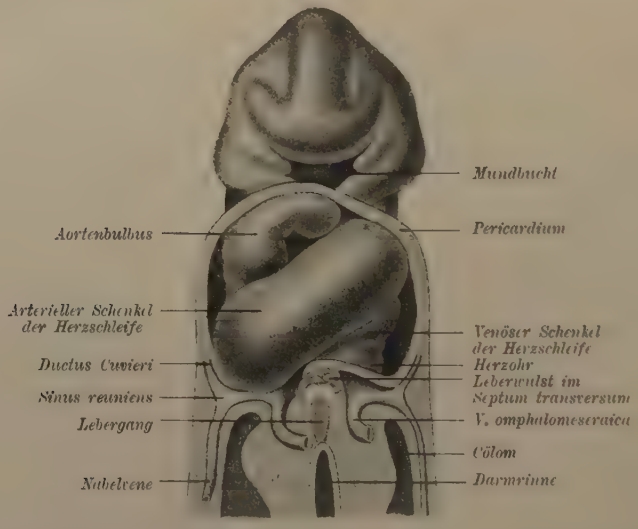



Fig. 283. Herz eines menschlichen Embryos von 2,15 mm Länge von vorne in situ nach Abtragung der Brust- und Bauchwand. Nach His.

In frühen Embryonalstadien gleicht das Herz der Amnioten dem Herzen der im Wasser atmenden Fische. Wie bei den Fischen besteht es aus einem distalen Sammelraume für das venöse Blut, dem Vorhofsteil, und einem durch den Truncus arteriosus das Blut in die Kiemenarterien oder Aortenbogen treibenden proximalen (Fig. 284) Kammerteil. Aber der einfache Kreislauf der Fische wird mit dem Landleben und mit der Luftatmung durch die Ausbildung der Lungen komplizierter. Das Auftreten von Scheidewänden im Herzen und in dem Truncus arteriosus führt unter Rückbildung der Kiemenarterien und des Kiemenapparates zur Scheidung des anfänglich einfachen Kreislaufs in den Körper- und Lungenkreislauf.

Der Truncus arteriosus gabelt sich an der noch spindelförmigen Herzanlage und umfaßt die vordere Darmhöhle schließlich mit sechs

Paaren von Gefäßbogen. Sie liegen in den Kiemenbogen und vereinigen sich dorsal zu der jederseits zwischen dem Enteroderm und den Urwirbeln rechts und links von der Chorda (Fig. 98 u. 111) bis zum Schweifende verlaufenden primitiven Aorta. Durch Verschmelzung der beiden primitiven Aorten entsteht die einfache bleibende Aorta. Von ihr leiten beiderseits die Omphalomesenterial- oder Nabelblasenarterien das Blut in das Gefäßnetz der Nabelblase. Aus ihm fließt es durch die Nabelblasen- oder Omphalomesenterialvenen in das hintere Herzende zurück.

Neben dem Nabelblasenkreislauf entwickelt sich, wie wir sahen, sehr bald bei den Amnioten der Allantois- oder Plazentarkreislauf. Er wird durch die aus den beiden Endästen der Aorta entspringenden Nabel- oder Umbilicalarterien gespeist (Fig. 285).

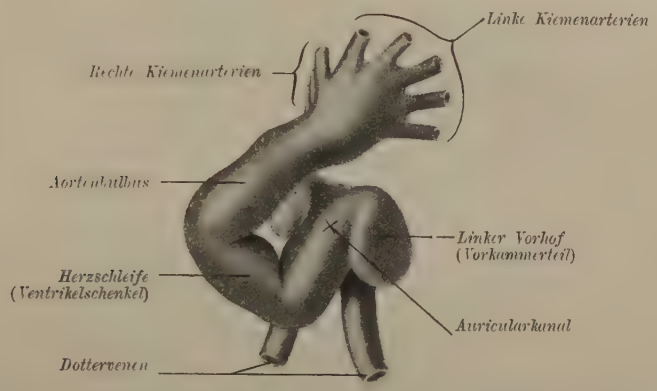



Fig. 284. Schleifenförmige Herzanlage eines drei Tage alten Hühnerembryos.

Aus dem die Allantois umspannenden Gefäßnetze wird das Blut zuerst durch zwei Nabelvenen, später nur noch durch die linke zum Herzen zurückgeleitet.

Allantois- und Nabelblasenkreislauf stehen bezüglich ihrer Entwicklung zueinander im umgekehrten Verhältnisse. Während jener noch klein und unbedeutend ist, besteht dieser in voller Ausbildung, unterliegt dann aber bald mit dem weiteren Wachstum der Allantois einer mehr oder weniger weitgehenden Rückbildung und schwindet mit der Reduktion der Nabelblase (Wiederkäuer, Schwein, Mensch), während der Allantoiskreislauf sich weiter entfaltet.

Das spindelförmige, in der Halsregion ventral vom Schlunde gelegene Herz wächst nun rasch in die Länge und krümmt sich, um in der Pleuropericardialhöhle Platz zu finden, S-förmig zur Herzschleife zusammen (Fig. 283). Das arterielle und venöse Herzende nähern sich einander. Dabei wendet sich der venöse Schleifenschenkel dorsal-, der arterielle ventralwärts (Fig. 283). Schon bei Hühnerembryonen vom Ende des dritten Tages und Kaninchenembryonen vom neunten Tage sondert sich der Herzschlauch in die Abteilungen des fertigen Herzens.

Am kaudalen Venenende setzt nämlich eine Ringfurche den späteren Vorkammerteil gegen die Venen ab. Eine zweite Furche, die Atrioventricularfurche, trennt den rasch wachsenden Vorkammerteil von dem sich zu den Kammern umbildenden absteigenden Ventrikelschenkel. Die enge, den Vorkammerteil mit dem Ventrikelteil verbindende Stelle wird zum Ohrkanal oder Canalis auricularis. Ein dritte Furche, die Interventricularfurche, scheidet beide Ventrikelanlagen (Fig. 286).

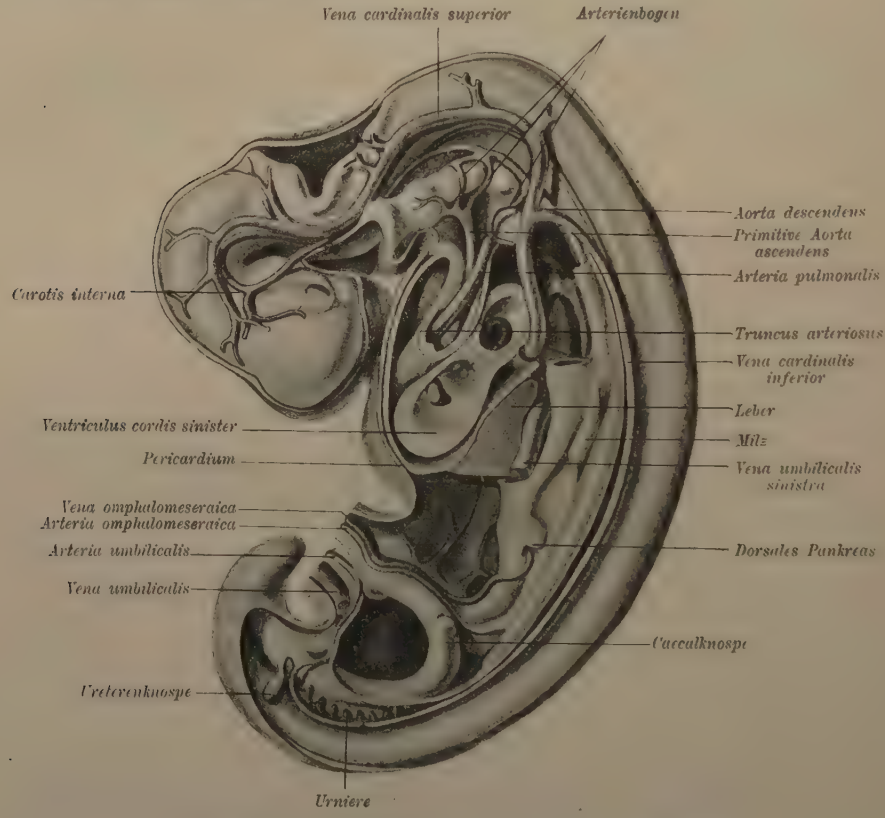



Fig. 285. Blutgefäße eines 28 Tage alten menschlichen Embryos. Nach einem Modell von His-Ziegler.

Nun stülpen sich die Vorhofswände zu den weiten Herzohren aus. Sie umgreifen den Truncus arteriosus von der dorsalen Seite her und bedecken die Kammern (Fig. 284 u. 286).

Auch die Dorsalseite des Vorkammerteiles wird durch eine sagittal verlaufende Rinne äußerlich in eine rechte und linke Vorkammer geschieden. Die ganze Herzanlage rückt tiefer in die Brustregion herab.

Die rechte Kammeranlage geht nun konisch in den erweiterten Truncus arteriosus über, der nun Bulbus arteriosus oder Bulbus Aortae heißt (Fig. 286).

Schon die Wand des S-förmig gekrümmten Herzens enthält Muskelfaserbündel. Diese Muskelschicht, das Myocardium (μῦς = Muskel, καρδία = Herz) verdickt sich im Bereiche der Vorhöfe gleichmäßig. Im Bereiche der Kammern dagegen zerfällt das Myocardium in eine Menge kleiner Muskelbälkchen, welche in den zwischen Myocardium und Endothel bestehenden Spaltraum vorspringen und sich netzartig miteinander verbinden (Fig. 294 *a* und *b*). In die zwischen den Bälkchen gelegenen Buchten stülpt sich die Endotheltapete ein und umkleidet deren Wände und die Muskelbälkchen.

Die endgültige Scheidung der einzelnen Herzabteilungen vollzieht sich durch innere Sonderungen folgendermaßen (Fig. 287, 288, 290 u. 291). Eine an der kranialen und dorsalen Wand der Vorhofs-

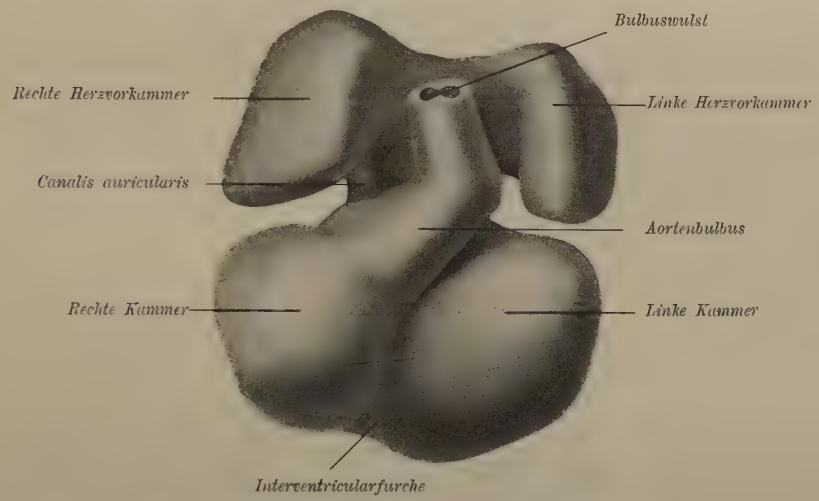



Fig. 286. Herz eines menschlichen Embryos von 5 mm Nackensteißlänge, etwas von oben und vorne gesehen. Nach His. Die Ventrikelschleife sondert sich durch die Interventrikularfurche in die sich erweiternden Kammern. Die bedeutend vergrößerten Vorhöfe kommunizieren durch den Canalis auricularis mit den Kammern.

anlage einspringende Leiste, die primäre Vorhofsscheidewand, trennt die Vorhofsanlage in den rechten und linken Vorhof (Fig. 287 u. 288). Beide Vorhöfe kommunizieren nachträglich wieder durch kleine in dieser Scheidewand entstandene Löcher, die sich aber in der Regel bald wieder durch Endocardwucherungen schließen. Nur eines erweitert sich und wird zum primären ovalen Loch. An der rechten Seite der primären Vorhofsscheidewand entsteht dann eine ringförmige Falte, die sekundäre Vorhofsscheidewand, mit dem von ihr umrahmten sekundären ovalen Loch. Ihre linke Fläche verwächst mit der primären Scheidewand zum Dauerseptum der Vorhöfe, wobei sich aber primäres und sekundäres ovales Loch nicht vollkommen decken, sondern ein bindegewebiger freier Rest der primären Scheidewand als Valoula foraminis ovalis, wie ein

geöffneter Türflügel vom hinteren Rande des ovalen Loches aus in die linke Vorkammer hineinhängt. Der vordere sichelförmig verdickte Rand des sekundären ovalen Loches wird zum Limbus foraminis ovalis. (Weiteres siehe unter embryonalem Kreislauf).

Bei den Dipnoern wird nur ein unvollständiges Septum atriorum gebildet, ein etwas vollkommeneres bei Amphibien. Seine Verbindung mit dem Rande des Ostium atrioventriculare commune tritt erst bei den Amnioten ein.

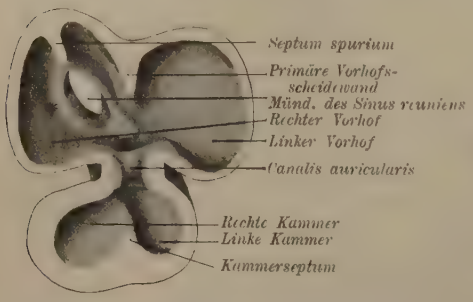



Fig. 287. Hintere Hälfte des geöffneten Herzens eines menschl. Embryos von 10 mm Nackenlänge. Nach His.

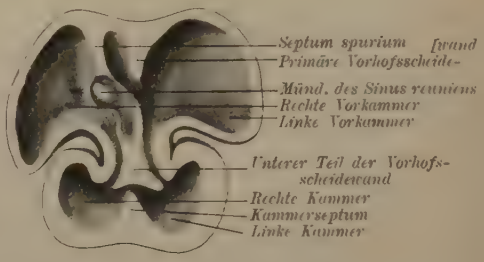



Fig. 288. Hintere Hälfte des geöffneten Herzens eines menschl. Embryos aus der fünften Woche. Nach His.

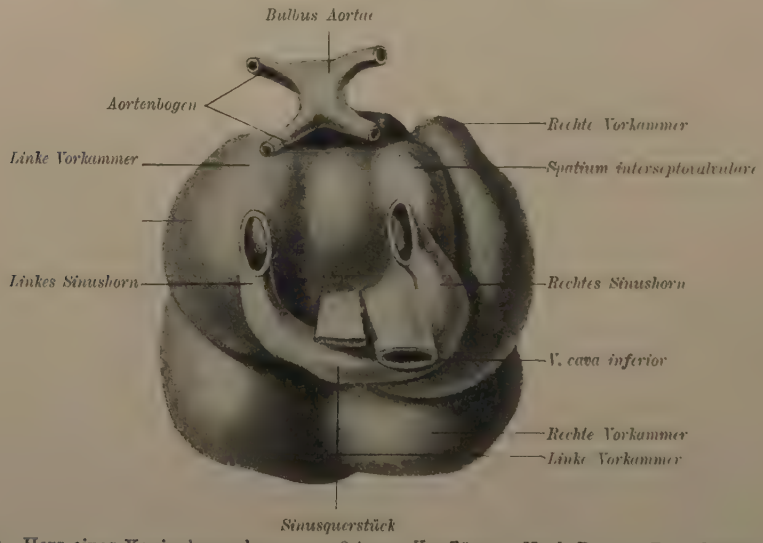



Fig. 289. Herz eines Kaninchenembryos von 3,4 mm Kopflänge. Nach Born. Dorsalansicht. Vergr. etwa 60:1.

Nun vereinigen sich die Omphalomesenterial- und Nabelvenen sowie die aus der Vereinigung der Vena jugularis und Vena cardinalis entstandenen Cuvierschen Gänge jederseits zum Sinus reuniens und münden durch ihn in den rechten Vorhof (Fig. 283). Diese Mündung wird von zwei Wülsten (Fig. 287, 288 und 292), Anlage der rechten und linken Sinusklappe, flankiert. Zuerst entsteht die Klappe an dem rechten Rande der Sinusmündung.

Von deren linkem Rande entsteht eine zweite. Beide vereinigen sich an der dorsalen Vorkammerwand zu einer platten Leiste, dem „Septum spurium“ (Fig. 287 u. 288). Dieses schwindet später beim Menschen dadurch, daß die linke Sinusklappe und das Septum spurium mit dem Septum atriorum verschmelzen. Gleichzeitig schwindet dadurch auch der zwischen beiden Septen gelegene Raum, das Spatium inter-

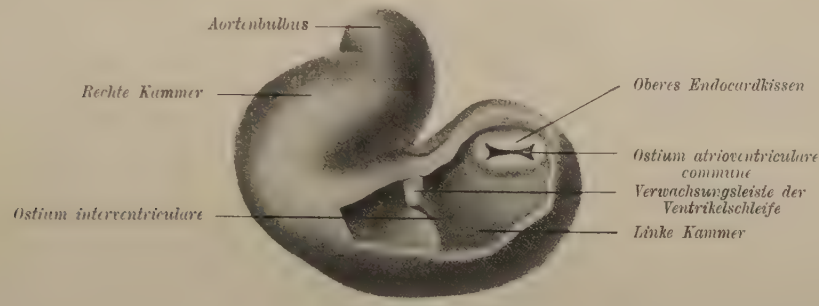



Fig. 290. Ventrikelschleife eines menschlichen Embryos von 4,2 mm Nackensteißlänge, von vorne. Nach Kollmann. Man sieht durch die eröffnete Vorderwand der Ventrikelschleife das Ostium atrioventriculare commune, d. h. die Mündung des Auricularkanals in die Ventrikelschleife. Das Septum ventriculorum ist angelegt und engt bei weiterer Ausbildung das Ostium interventriculare immer mehr ein.

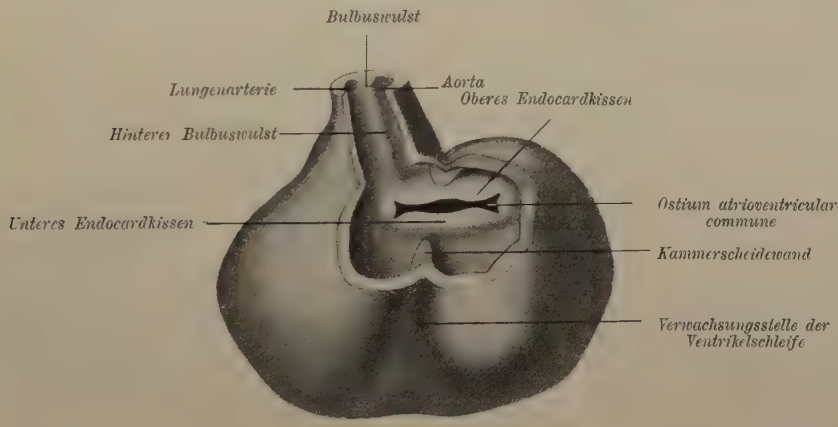



Fig. 291. Herz eines menschlichen Embryos von 5 mm Nackensteißlänge, Vorderansicht. Nach Kollmann. Durch die eröffnete Vorderwand der Ventrikelschleife sieht man das nun auch in die rechte Kammeranlage hineinreichende Ostium atrioventriculare commune. Durch zunehmende Verwachsung der Ventrikelanlagen wird auch die Kammerscheidewand deutlicher.

septovalvulare (Fig. 292). Auch die rechte Sinusklappe bildet sich im Bereiche der Mündung der oberen Hohlvene zurück. An der Mündung der unteren Hohlvene und des Sinus coronarius cordis erhaltene Reste werden zur Valvula venae cavae inferioris (Eustachii) und Valvula sinus coronarii (Thebesii).

Durch die Obliteration der Mündungsstücke der linken und rechten Vena umbilicalis und Vena omphalomesenterica sinistra nimmt der Sinus die typische Form eines kranialwärts offenen Hufeisens an

(Fig. 289). Nun unterscheidet man an ihm das Sinusquerstück und die beiden die Ductus Cuvieri aufnehmenden Sinushörner. Das rechte Sinushorn wird in die Wand des rechten Vorhofs einbezogen. Dicht über der Vereinigungsstelle des rechten Sinushornes mit dem Querstück mündet die inzwischen aus der Vena omphalomesenterica dextra entstandene untere Hohlvene.

Das linke Sinushorn und der linke Ductus Cuvieri obliterieren beim Menschen und vielen Säugetieren bis zur Mündung der ersten aus der Herzwand kommenden und in den Vorhof mündenden Vene. Somit bleibt dann nur das Sinusquerstück als Sinus coronarius cordis dauernd erhalten.

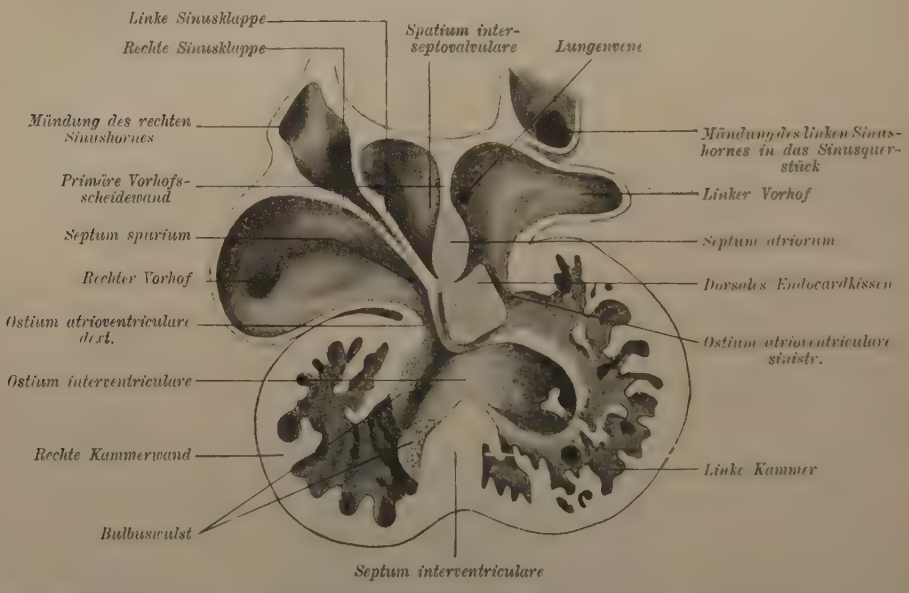



Fig. 292. Modell nach einem Frontalschnitt durch das Herz eines Kaninchenembryos von 5,8 mm Kopflänge. Man sieht in die Höhlensysteme der dorsalen Herzhälfte. Nach Born.

In den linken Vorhof mündet nur ein kleines Gefäß, die kurze mit je zwei Wurzeln von den Lungen kommende Lungenvene (Fig. 292).

Wird der Lungenvenenstamm nur teilweise in die Wand der linken Vorkammer einbezogen, so münden die vier Lungenvenen auch beim Erwachsenen durch einen kurzen gemeinsamen Stamm; geht aber der Lungenvenenstamm gänzlich in der Wand der linken Vorkammer auf, so münden sie getrennt, wie es beim Menschen die Regel ist, in die linke Vorkammer (Fig. 293).

Die nach abwärts wachsende Vorhofsscheidewand scheidet schließlich auch den Canalis auricularis oder das Ostium atrio-

ventriculare commune in zwei Öffnungen, die rechte und linke Atrioventrikularöffnung (Fig. 287, 288 und 292).

Bald nach dem Auftreten der Vorhofsscheidewand legt sich auch die Kammerscheidewand in Gestalt einer von der kaudalen und dorsalen Wand nach der Kammerhöhle zu vorspringenden Falte an (Fig. 287, 288, 291 u. 292). Diese wächst mit ihrem freien nach oben gerichteten Rande gegen den Bulbus arteriosus und die quergestellte anfänglich mehr in der linken Kammerhälfte gelegene Atrioventrikularöffnung zu, halbiert diese und verwächst mit deren Rändern, gerade der Ansatzstelle der Vorhofsscheidewand gegenüber (Fig. 287 und 288). Dadurch ist das Foramen atrioventriculare commune, die

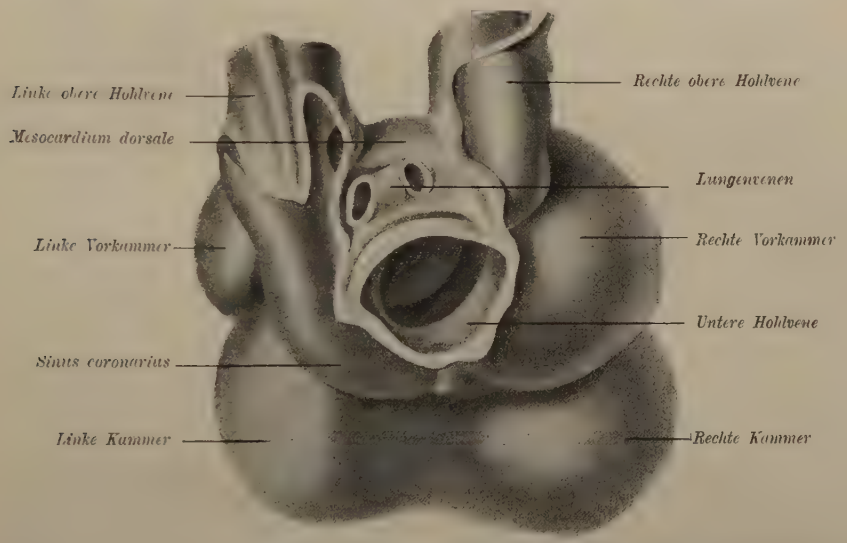



Fig. 293. Herz eines menschlichen Embryos von 24 mm Scheitelsteißlänge, Hinteransicht. Nach Kollmann.

im Canalis auricularis gelegene, anfänglich einfache Atrioventrikularöffnung, ebenfalls in eine rechte und linke Atrioventrikularöffnung geschieden worden, durch welche das Blut aus den Vorhöfen in die linke und rechte Herzkammer geleitet wird (Fig. 288).

Beim Krokodil bleibt zeitlebens eine Kommunikation als Foramen Panizzae zwischen beiden Kammern bestehen. Bei den Beuteltieren schließt sie sich erst einige Zeit nach der Geburt. Bei den placentalen Säugern wird abnormerweise ein Defekt der Kammerscheidewand als Hemmungsbildnng beobachtet.

Die Bildung der Herzklappen geht von wulstigen, teils von der Scheidewand vorspringenden, teils den lateralen Rand der Öffnungen umsäumende Endocardverdickungen, den Endocardkissen aus (Fig. 290 und 291). Sie umschließen die anfänglich engen Atrio-

ventrikularöffnungen. Die Atrioventrikularklappen bilden sich zum Teil aus den Endocardkissen, zum Teil aus dem im Bereiche der Atrioventrikularöffnungen mit der Kammerwand durch Muskelbalken verbundenen und vom Blute unterwühlten Myocardium (Fig. 292 und 294).

Die Muskelwand des Herzens besteht bei niederen Wirbeltieren zeitlebens aus zahlreichen Muskelbalken und bleibt spongiös. Bei den

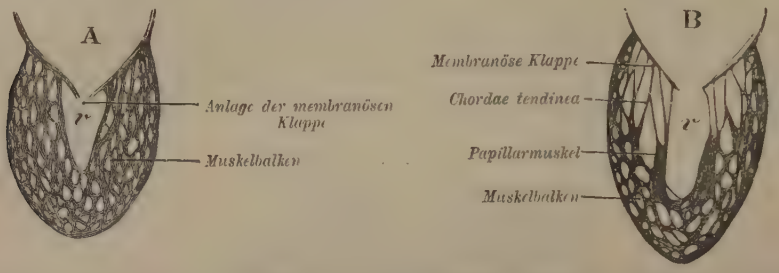



Fig. 294. Zwei Schemata zur Entstehung der Atrioventrikularklappen. Nach Gegenbaur. $v$ = Ventrikel.

Säugetieren dagegen verdicken sich die Muskelbalken und verdrängen gleichzeitig die zwischen ihnen gelegenen Buchten und Spalten. Der periphere Teil des Myocardiums wird so immer dicker, während die

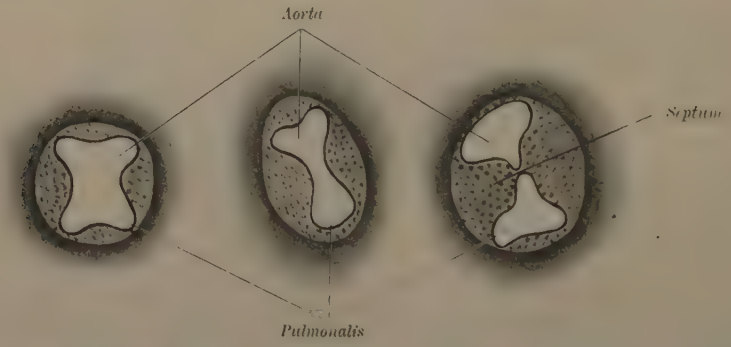



Fig. 295. Querschnitte durch den Truncus arteriosus eines menschl. Embryos von 11.5 mm Nackensteißlänge. Nach His. Scheidung in Aorta und Pulmonalis, Anlage der Semilunarklappen.

Balken gegen die Atrioventrikularöffnung zu immer dünner und damit die zwischen ihnen gelegenen Spalten immer weiter werden. Unter Rückbildung der Muskelbalken entstehen endlich aus dem noch erhaltenen interstitiellen Bindegewebe sehnige Platten, welche zusamt den an ihrem Insertionsrand befindlichen Resten der Endocardwülste zu den Atrioventrikularklappen werden.

Bei vielen Säugetieren, namentlich aber beim Pferde und Rinde, mitunter auch beim Menschen, finden sich noch mehr oder minder ansehnliche Muskelreste zeitlebens in den Zipfeln der Atrioventrikularklappen vor.

Auch die an der unteren Fläche der Klappen sich ansetzenden Muskelbalken wandeln sich unter Schwund ihrer Muskelfasern in Sehnenfäden um, und nur ihre mit dem Herzfleische der Kammer zusammenhängenden Enden erhalten und verdicken sich zu den Papillarmuskeln. Die Buchten und Balken des fertigen Herzens sind Reste des primitiven, großenteils rückgebildeten Balkennetzes des embryonalen Herzens.

Im Truncus arteriosus entsteht eine vordere und eine hintere Längsleiste, der vordere und hintere Bulbuswulst (Fig. 286 und 291). Beide verwachsen mit ihren Kanten und bilden so eine Scheidewand, welche den Truncus arteriosus in Aorta und Lungenarterie trennt und sich nach abwärts mit der Kammerscheidewand verbindet. Diese Verbindungsstelle entspricht dem dünnen Septum membranaceum des fertigen Herzens. Äußerlich wird die durch Bildung dieser Scheidewand vollzogene Trennung des Arterienkegels in Aorta und Lungenarterie durch je eine Längsfurche markiert, welche sich vertieft, endlich beide Gefäße völlig scheidet und die Aorta der linken, die Lungenarterie der rechten Herzkammer zuteilt.

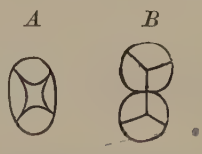


Fig. 296 *A* u. *B*.
Schema der Entwicklung der Aorten- u. Pulmonalklappen. Nach Gegenbaur.

Noch vor der Trennung des Truncus arteriosus in Aorta und Pulmonalis legen sich die Semilunarklappen in Form von vier aus Gallertgewebe bestehenden und mit Endothel überzogenen Wülsten an (Fig 295).

Durch die sich am Truncus arteriosus vollziehende Scheidung werden zwei derselben halbiert und so jedem Gefäße je drei Klappen zugeteilt, welche durch Schrumpfung des Gallertgewebes ihre definitive taschenartige Form erhalten.

Die im Faserring des Aortenursprungs bei vielen Wiederkäuern vorkommenden Herzknochen entstehen durch eine nach dem ersten Jahre einsetzende Verknöcherung der an dieser Stelle gelegenen „Herzknorpel".

Die Herzmuskulatur differenziert sich aus dem als Herzplatte bezeichneten Teil des visceralen Mesoblasts (Fig. 92). Die ursprünglich sternförmigen Zellen der Myocardanlage vermehren sich stark, wobei der Kernteilung durchaus nicht immer die Zellteilung folgt. So entsteht auch das Myocardium als eine einheitliche Plasmamasse mit Kernen. In dieser differenzieren sich die Fibrillen zuerst an der Peripherie der Plasmabalken und bilden auf dem Querschnitt derselben charakteristische Fibrillenmäntel.

### b) Die Entwicklung des Arteriensystems.

Die Entwicklung der Schlagadern ist anfänglich eine nach Anordnung und Kaliber vollkommen paarig sym-

metrische und im Bereiche des Rumpfes in Form der Intersegmentalarterien vollkommen metamere. Es bestehen zeitweise richtige Angiomeren (ἀγγεῖον = Gefäß, μέρος = Teil). Diese Symmetrie und Metamerie wird aber sehr bald derartig verwischt, daß nur der Kundige da und dort noch Spuren der primitiven Verhältnisse zu erkennen vermag. Wiederholte Umwandlungen teils durch Verschmelzung paariger Stämme (z. B. der primitiven Aorten) zu einem unpaaren Stamme oder durch Aus- und Rückbildung von Organen bedingen veränderte Stromverhältnisse und wiederholte Veränderungen in der Anordnung der Blutgefäße. Ursprünglich nebensächliche Anastomosen können dabei zu Hauptbahnen, frühere Hauptbahnen zu Nebenbahnen werden oder gänzlich schwinden.

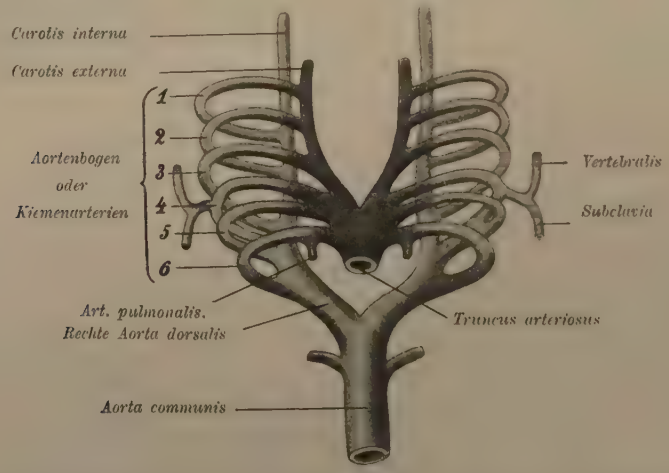



Fig. 297. Schema des Truncus arteriosus der Amnioten und des Menschen.

Stets aber vollziehen sich die Wandlungen im Gefäßsystem in typischer durch Anpassung und Vererbung geregelter Weise. Niemals sondern sich die bleibenden Gefäße aus einem primitiven „indifferenten" Gefäßnetze in regel- und gesetzloser Weise.

Im fertigen Zustande liegt die Hauptschlagader links, die Vena cava superior und inferior rechts von der Medianebene. Die ursprüngliche Angiomerie ist nur noch in den Intercostal- und Lumbalarterien erkennbar.

Aus dem ventral vom Schlunddarm gelegenen Truncus arteriosus wachsen schon sehr früh (menschliche Embryonen der dritten Woche) allmählich sechs paarige Arterienbogen aus. Aber diese sechs primitiven Aortenbogen bestehen nie in voller Zahl gleichzeitig nebeneinander. Parallel der Entstehung der kaudalwärts gelegenen geht die Rückbildung der kranialwärts angelegten (Fig. 285). Da auch der fünfte in der Reihe sehr früh der Rückbildung unter-

liegt, entspricht der spätere fünfte eigentlich dem sechsten Bogen (Fig. 297).

Die in den Visceralbogen verlaufenden primitiven Aortenbogen umfassen die Kopfdarmhöhle und vereinigen sich dorsal von dieser zu den beiden primitiven Aorten.

Das im Bereiche des Kopfes gelegene Gefäßgebiet besteht dann (Fig. 297):

aus dem Truncus oder Bulbus arteriosus; dieser teilt sich in zwei ventrale Längsstämme, aus denen die sechs primitiven Aortenbogen entspringen, und aus je zwei dorsalen Längsstämmen, den Aortenwurzeln, welche das Blut aus den Arterienbogen sammeln und in die ventral von der Chorda dorsalis gelegenen primitiven Aorten leiten (Fig. 111 und 285).

Die primitiven Aorten verschmelzen der Länge nach zur Aorta, deren Endstück bei Organismen mit reduziertem Schwanze die unbedeutende A. sacralis media (Mensch), bei Tieren mit entwickeltem Schwanze eine mehr oder minder starke Arteria caudalis bildet.

Bei den im Wasser atmenden Anamnieren lösen sich die in den Kiemenbogen verlaufenden Arterienbogen in das respiratorische Kapillarnetz der Kiemenblättchen auf. Aus ihnen fließt das arteriell gewordene Blut durch die Kiemenvenen in die Aorta. Bei den Amnioten kommt es zwar noch zur Anlage einer freilich schon beschränkten Zahl von Kiemenbogen, niemals aber zur Entwicklung von Kiemen. Die Arterienbogen scheiden sich also auch nicht in Kiemenarterien und -venen und bilden kein respiratorisches Netz.

Die früh eintretende Rückbildung der Kiemenbogen veranlaßt auch Rückbildungen und Umwandlungen der primitiven Arterienbogen, während gleichzeitig deren anfänglich streng symmetrische Anordnung verwischt wird.

Der erste und zweite primitive Arterienbogen schwindet beiderseits bis auf die Längsstämme, deren ventraler zur Carotis externa, deren dorsaler zur Carotis interna wird (Fig. 298).

Der dritte Bogen bleibt zwar erhalten, verliert aber seine dorsale Längsverbindung mit dem vierten Bogen, leitet sein Blut in die Carotis interna und verbindet sie als deren Anfangsstück mit der Carotis communis (Fig. 298).

Die Carotis communis entsteht aus der zwischen dem dritten und vierten Arterienbogen gelegenen anfänglich sehr kurzen Strecke.

Der vierte Bogen erfährt eine asymmetrische Ausbildung. Er verliert rechts seinen Zusammenhang mit dem Dorsalende des sechsten Bogens — der fünfte primitive Arterienbogen ist inzwischen beiderseits vollständig verschwunden — und wird zur rechten

Schlüsselbeinarterie oder Subclavia. Auf der linken Seite dagegen behält der vierte Bogen seinen Zusammenhang mit dem sechsten. Beide erweitern sich beträchtlich und bilden zusammen den Arcus Aortae, von welchem nun die linke Schlüsselbeinarterie als Seitenzweig erscheint (Fig. 298). Das kurze, zwischen dem Aortenbogen und der Ursprungsstelle der rechten Carotis communis und Subclavia gelegene Stück des vierten rechten Arterienbogens heißt Truncus brachiocephalicus primitivus.

Vom sechsten Bogen erhalten sich die beiderseitigen Lungengefäße und bilden mit dem zum Bulbus arteriosus gehenden ventralen Bogenstück die Lungenarterie. Das rechts gelegene dorsale Stück des sechsten Bogens bildet sich samt dem rechten Aortenstamm zu-

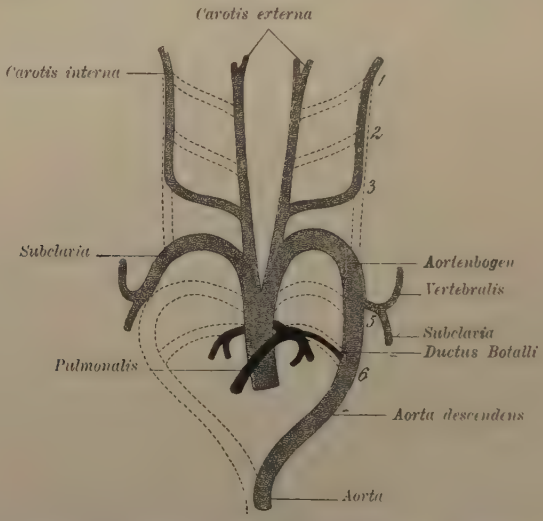



Fig. 298. Schema der Umwandlung der Arterienbogen in Ventralansicht.

rück. Das linksgelegene dagegen erhält sich und verbindet als Ductus arteriosus (Ductus Botalli) den Stamm der Lungenarterie mit dem absteigenden Schenkel des Aortenbogens (Fig. 298). Inzwischen hat sich auch der Bulbus arteriosus der Länge nach in Aorta und Pulmonalis geschieden. Der ganze Arcus aortae ist dadurch der linken Herzkammer zugeteilt worden und wird von dieser gespeist. Der Stamm der Arteria pulmonalis wird dem rechten Ventrikel zugeteilt und erhält aus diesem Blut.

Der Stamm der Lungenarterie, welcher aus dem vom Bulbus arteriosus abgespaltenen Stücke einerseits und aus je einem kurzen ventralen Stück des sechsten Arterienbogens anderseits hervorging, ist während des Fetallebens sehr unbedeutend. Er leitet, da die Lungen im Embryo noch nicht funktionieren, nur eine ganz geringe Blutmenge zur Lunge. Der größte Teil des aus der rechten Herzkammer

Herzkammer in die Lungenarterie strömenden Blutes fließt durch den Ductus arteriosus direkt in den Aortenbogen.

Die links gelegenen, zum Aortenbogen umgestalteten Gefäßbogenreste übertreffen sehr bald jene der rechten Seite an Größe. Diese erscheinen dann als Seitenäste des Aortenbogens, aus welchem sie mit dem gemeinsamen in die rechte Carotis communis und Subclavia zerfallenden Stamm, dem Truncus brachiocephalicus, entspringen. Die linke Carotis communis und Subclavia erscheinen als direkte Zweige des Aortenbogens (Fig. 298).

Durch Senkung des Herzens werden die beiden Carotiden bedeutend verlängert. Auch ihr anfangs kurzer Stamm verlängert sich beträchtlich und wird zur Carotis communis. Die inneren Halsschlagadern, die Carotides internae, versorgen zuerst nahezu den ganzen Kopf

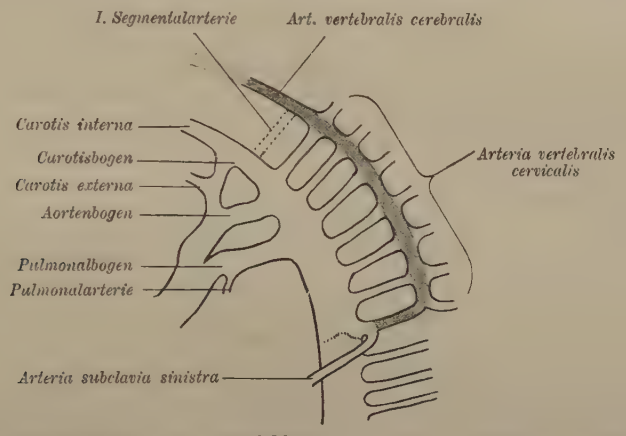



Fig. 299. Profilkonstruktion der Entwicklung der Arteria vertebralis des Kaninchens. Nach Hochstetter.

mit Blut (siehe Fig. 285). In der Mittelhirnbeuge kaudalwärts umbiegend, setzen sie sich in zwei an der Basalseite des Rautenhirns kaudalwärts verlaufende Arterien fort, welche später zum vorderen Teil der Arteria basilaris verschmelzen. Die äußeren Carotiden verzweigen sich anfänglich nur im Gebiete des Zungenbein- und Kieferbogens.

Die Arteria vertebralis entsteht jederseits aus zwei anfänglich getrennten Anlagen, nämlich im Kopfgebiete als Art. vertebralis cerebralis und im Halsgebiet als Art. vertebralis cervicalis. Im Kopfgebiete bildet sich die Arterie aus zwei aus den Aortenwurzeln entspringenden Segmentalarterien, deren erste bald wieder schwindet, während die zweite zur Wurzel der Arteria vertebralis cerebralis wird. Sie verschmilzt an der Hirnbasis mit der homologen Arterie der anderen Seite zum hinteren Abschnitt der Arteria basilaris.

Das Cervicalstück der A. vertebralis entsteht durch die Verschiebung der Aortenbogen in kaudaler Richtung. Gleichzeitig mit

dieser Verschiebung bildet sich eine in den Lücken zwischen den Halsrippenrudimenten und den Querfortsätzen der ersten sechs Halswirbel gelegene längsverlaufende Anastomosenkette aus, welche die segmentalen Arterien des Halses miteinander verbindet (Fig. 299). Sie entspringt gemeinsam mit der Subclavia aus einer Segmentalarterie des Halses und wird nach Rückbildung der übrigen kopfwärts in den Cerebralteil der Arteria vertebralis übergehend deren Cervicalstück.

Auch die Arterien des siebenten Hals- und ersten Brustsegmentes schwinden, nachdem die Arteria intercostalis suprema aus der Subclavia hervorgesproßt ist.

Die Arteria mammaria interna und epigastrica inferior gehen aus Längsanastomosen zwischen den ventralen Ästen der Segmentalarterien der Brust- und Lendengegend hervor.

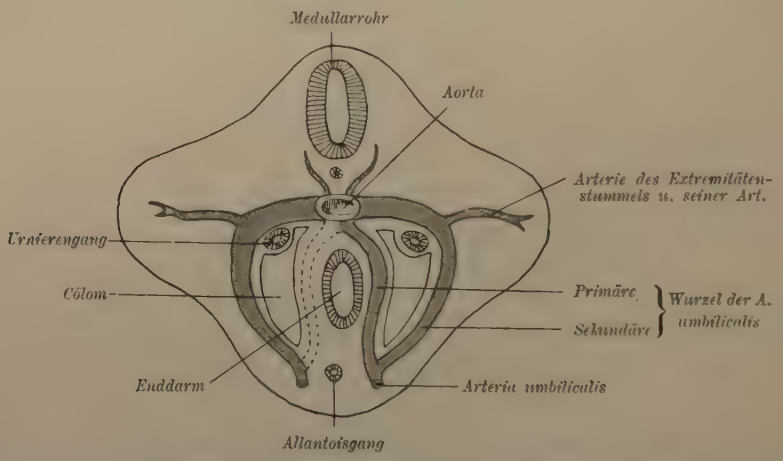



Fig. 300. Schema zur Entwicklung der aus der Arterie der Beckengliedmaße entstehenden sekundären Wurzeln der Arteria umbilicalis beim Kaninchen mit einer kleinen Veränderung. Nach Hochstetter. Rechts Ausbildung der Anastomose, links Rückbildung der primären Wurzeln der Arteria umbilicalis.

Die Intercostal- und Lumbalarterien entstehen als paarige Äste der Aorta descendens aus Segmentalarterien.

Die Arterie der Brustgliedmaße verläuft als Fortsetzung der Subclavia in der Achse des Oberarms zwischen der Anlage beider Vorarmknochen zum Handteller. Dieser Stamm bleibt bei den meisten Amnioten als Arteria interossea volaris erhalten. Die den Nervus medianus im Vorarme begleitende Arterie kann beim Menschen neben der Arteria interossea als Arteria mediana bestehen bleiben. Die Arteria radialis, ulnaris und interossea dorsalis sind weiter ausgebildete Seitenzweige der primären Armarterie.

Beide primäre Nabelarterien entspringen als ventrale Aortenäste, verlaufen zuerst durch das dorsale Darmgekröse, den Enddarm gabelartig umfassend, zur ventralen Leibeswand und von da der

Allantoisstiel flankierend zur Plazentaranlage. Sehr bald aber anastomosieren sie nach kurzem Verlaufe mit der Wurzel der Arterie der Beckengliedmaße. Dann bilden sich diese sekundären Stämme der Arteriae umbilicales weiter zu sekundären Nabelarterien aus, während die primären schwinden. Dadurch haben die Nabelarterien und die Arterien der Beckengliedmaße jederseits einen gemeinsamen Stamm erhalten (Fig. 300).

Die primäre Hauptarterie der unteren Extremität folgt nach ihrem Austritt aus dem Becken als Arteria ischiadica dem Nervus ischiadicus, geht zwischen den Anlagen beider Unterschenkelknochen zum Fußrücken und dann zwischen den Knorpeln der Tarsalreihe zur Fußsohle. Eine zweite Arterie zieht als Arteria femoralis mit dem N. femoralis am Hüftgelenke vorbei zur medialen Seite des Oberschenkels, dringt in die Kniekehle ein, anastomosiert hier mit der Arteria ischiadica und wird zur Hauptarterie der unteren Extremität. Die primäre Unterschenkelarterie verfällt nach dem Auftreten der Arteria tibialis anterior, posterior und Arteria peronaea bis auf ein dünnes Stück, das im Bereiche des Oberschenkels als Arteria comitans Nervi ischiadici bestehen bleibt, der Rückbildung, kann aber abnormerweise auch noch beim Erwachsenen als größere Arterie gefunden werden.

### Arterien des Darmkanals, der Nabelblase und der Allantois.

Die anfänglich zahlreichen segmentalen (Hund, Mensch) Nabelblasenarterien entspringen zuerst aus den primitiven Aorten und nach deren Verschmelzung aus der Daueraorta. Sie bilden sich bis auf zwei zurück, deren rechte endlich allein übrig bleibt und das Blut zur Nabelblase leitet. Mit dem Abrücken der Darmanlage von der Wirbelsäule vereinigen sich nämlich diese beiden Omphalomesenterialarterien zu einem Stamm, der nach kurzem Verlaufe das geschlossene Darmrohr mit einer ringförmigen Anastomose umfaßt. Der linke Schenkel des Ringes bildet sich zurück, und der unpaare Stamm zieht nun rechts am Darm vorbei zum Nabel. Die Rückbildung der Gefäße in der Nabelblasenwand bedingt auch den Schwund der Nabelblasenarterie bis auf den im Mesenterium erhaltenen Stamm, welcher Zweige zum Darm abgibt und zum Stamme der Arteria meseraica superior wird (Fig. 301).

Die Arteria coeliaca und die Arteria meseraica inferior entstehen als selbständige Äste der Bauchaorta (Fig. 301).

Auch die Arterien des Exkretionssystems und der Keimstöcke erleiden mancherlei Umbildungen. Zunächst erhält jeder Urnierenglomerulus seine eigene Arterie aus der Bauchaorta (Fig. 106). Später tritt eine Reduktion dieser segmentalen Urnierenarterien

ein, während neue Zweige aus anderen Urnierenarterien in die Keimstöcke einwachsen. Nach Rückbildung der Urniere bleibt beiderseits von diesen Arterien nur je eine als Arterie des Hodens und Nebenhodens oder des Eierstocks und Eileiters erhalten.

Die Nierenarterien kommen bei den Säugetieren, nachdem die Nieren ihre bleibende Lage in der Lendenregion eingenommen haben, direkt aus der Aorta.

Oft bestehen beiderseits mehrere Nierenarterien. Ich habe in einem Falle sechs rechtsseitig und vier linksseitig beim Menschen gefunden. Bei tiefstehenden Nieren entspringt auch die Nierenarterie aus tiefer gelegenen Aortengebieten oder als Arteria iliorenalis aus der Iliaca. In allen diesen Fällen handelt es sich um weitere Ausbildung ursprünglich nebensächlicher Arterien.

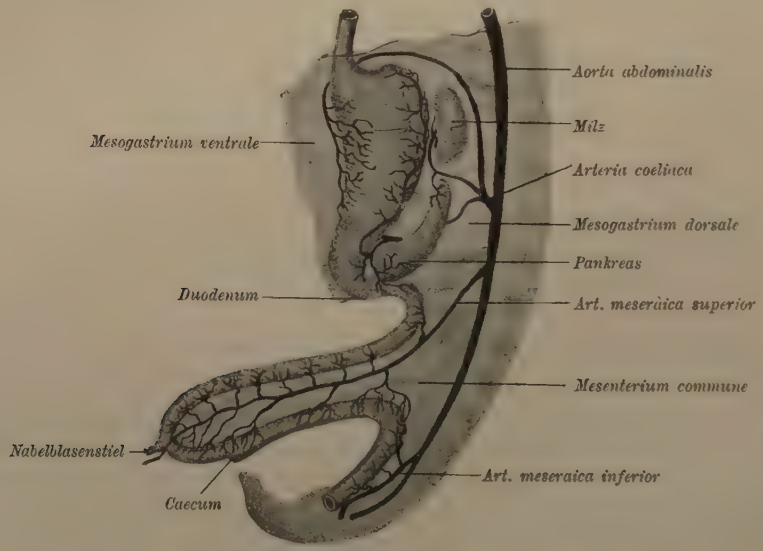



Fig. 301. Entwicklung der Arterien des Magendarmtractus. Nach Toldt.

Die komplizierte Entwicklung des Arteriensystems erklärt auch viele beim erwachsenen Menschen vorkommende Anomalien, die meist als Tierähnlichkeiten und Hemmungsbildungen zu betrachten sind (z. B. Bestehenbleiben eines rechten und linken Aortenbogens, wie bei Reptilien; Ursprung der Carotis sinistra aus dem Truncus brachiocephalicus (z. B. beim Schweine, manchen Affen und Insektenfressern). Andere Anomalien entstehen durch Teilung sonst einheitlicher Arterienstämme oder abnorme Verschmelzung sonst geteilter Äste. Wieder andere sind noch nicht mit Sicherheit gedeutet.

### c) Entwicklung des Venensystems.

Die Hauptvenen der Embryonalanhänge, die Dotter- oder Nabelblasenvenen (Venae omphalomesentericae (ὀμφαλός = Nabel, μεσέντερον = Gekröse) und die Nabelvenen (Venae umbilicales), treten bei dem Menschen, Affen und manchen Insektivoren von dem Dottersack oder der Nabelblase und von der Allantois be-

ziehungsweise von der Placenta her zuerst durch den Haftstiel, dann aber wie bei den übrigen Amnioten durch den Nabelstrang in den Embryonalkörper ein (Fig. 285) und übertreffen an Blutgehalt und Ausbreitungsgebiet die Körpervenen des Embryos zeitweise ganz bedeutend. Primäre Körpervenen sind: die beiden Kardinalvenen;

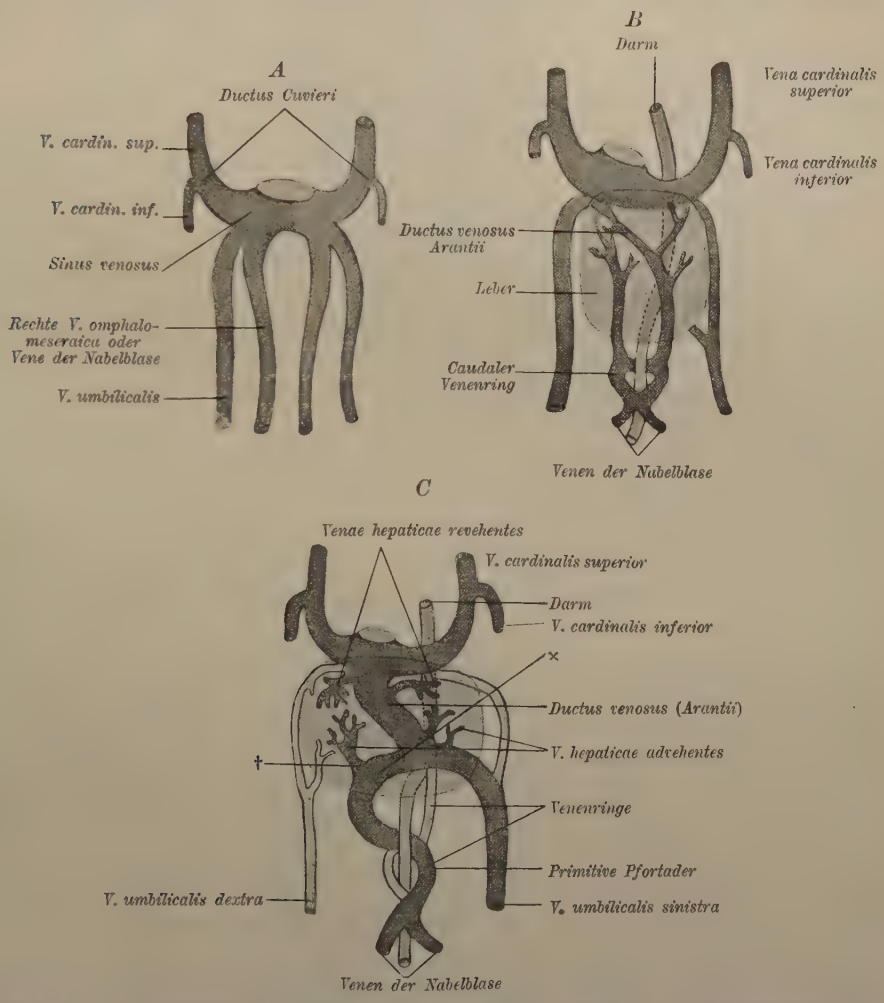



Fig. 302 *A*, *B*, *C*. Drei Schemata zur Entwicklung der großen Venenstämme von Säugetierembryonen. Nach Hochstetter. Das obere linke und untere rechte hell gehaltene Stück der Venenringe in *C* bildet sich später zurück.

ihre Vereinigung der Ductus Cuvieri; der Ductus venosus (Arantii) und später die Hohlvenenanlagen (Fig. 285).

Schon nach der dritten Embryonalwoche ist jederseits bei menschlichen Embryonen eine Vena cardinalis superior ausgebildet, welche das Blut aus dem Kopfe der vorderen und mittleren Hirnteile

und der Augenanlage sammelnd dorsal von den Schlundspalten bis in die Gegend der Extremitätenstummel verläuft (Fig. 285). Sie vereinigt sich herzwärts umbiegend jederseits mit der das Blut aus der hinteren Rumpfwand, der Beckenhöhle, den Urnieren- und den Beckengliedmaßen abführenden und vom Schwanzende her in der dorsalen Rumpfwand verlaufenden Vena cardinalis inferior (Fig. 285) zu den kurzen Ductus Cuvieri. Aus den Ductus Cuvieri gehen später die anfänglich paarigen oberen Hohlvenen hervor.

Durch Vereinigung der Ductus Cuvieri mit den Dottersack- und Nabelvenen entsteht der unmittelbar zwischen Septum transversum und Vorhof gelegene in das Herz mündende Sinus venosus (Fig. 302 *A*).

Diese symmetrische, bei den Fischen zeitlebens bestehende Anlage der Körpervenen erfährt bei den höheren Wirbeltieren durch Einbeziehung des Venensinus in die Herzvorkammer, vor allem aber durch die Ausbildung der unpaaren Vena cava superior aus den paarigen Cuvierschen Gängen mehrfache und bedeutende Umgestaltungen, die gleichzeitig eine Überleitung des Blutes von der rechten auf die linke Körperhälfte bedingen. Außerdem führt die Entwicklung der Leber, die Rückbildung der Nabelblase und die Ausbildung des Darmes und seiner Gefäße zur Entwicklung des Pfortadersystems. Schildern wir zunächst die Entwicklung der Vena jugularis interna und externa, der Vena cava superior sowie der Sinus der Pachymeninx.

Neben der Vena cardinalis superior (Fig. 285) tritt sehr bald noch eine laterale Blutbahn, die Vena capitis lateralis auf. Sie sammelt die Venen des Hinterhirns und die Wurzeläste der in diesem Gebiete bald schwindenden Vena cardinalis superior. Eine Reihe weiterer Veränderungen führt unter Anastomosenbildung dazu, daß ein Teil des Hirnblutes nach Ausbildung des Knorpelschädels durch das Foramen jugulare, ein anderer durch einen neben dem Nervus facialis gelegenen Venenkanal abfließt. Vom Foramen jugulare ab entsteht die Vena jugularis interna in ihrem oberen Teil aus dem Reste der Vena capitis lateralis, in ihrem unteren aus dem mit dieser verschmolzenen und erhaltenen Teil der sonst rückgebildeten Vena cardinalis superior. Die Vena jugularis externa bildet sich später und unabhängig von der Vena jugularis interna aus der mit der Vena ophthalmica anastomosierenden Vena facialis anterior und einer aus der Ohrgegend kommenden Vene. Beide Jugularvenen verbinden sich zur Vena jugularis communis, in welche die Vena subclavia mündet (Fig. 303). Die anfänglich paarigen Venae cavae superiores entstehen aus dem Endstück der Vena jugularis und den Cuvierschen Gängen. Beide Hohlvenen verbinden sich durch eine Queranastomose (Fig. 304). Sie bleibt als Vena anonyma sinistra erhalten, während die Vena cava sinistra bei vielen Säugetieren und

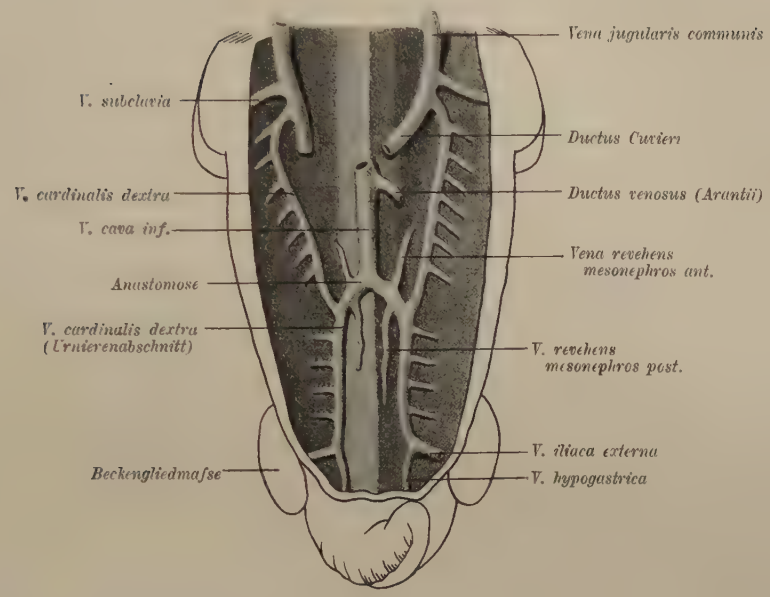



Fig. 303. Schema der Venenentwicklung. Nach J. Kollmann.

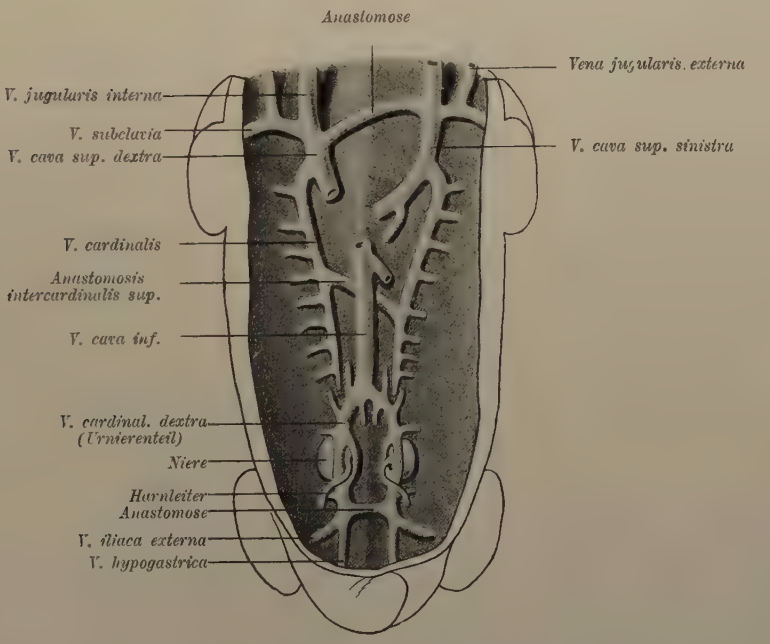



Fig. 304. Schema der Venenentwicklung. Nach J. Kollmann.

auch beim Menschen bis auf ihr in den Sinus coronarius mündendes Endstück schwindet (Fig. 305).

Das Vorhandensein einer doppelten oberen Hohlvene beim Erwachsenen bedeutet die Erhaltung embryonaler Verhältnisse, wie sie bei den Sauropsiden und vielen Säugetieren zeitlebens bestehen.

Streckenweise Verschmelzung paariger Hirnvenenanlagen oder Anastomosenbildung veranlaßt die Bildung der Sinus venosi der Pachymeninx. Der Sinus sagittalis superior entsteht aus den verschmolzenen Abschnitten der über der Mantelkante des Großhirns verlaufenden Vorderhirnvenen. Er bildet mit seinen selbständig gebliebenen hinteren Teilen die Anfangsstücke der Sinus transversi. Ihre Fortsetzung wird durch das erhaltene Stück der Vena capitis lateralis und durch ihre Anastomose mit der Hinterhirnvene gebildet.

Der Sinus petrobasilaris entspricht einer an der Seite des Keilbeinkörpers und an dem Basilarteil des Hinterhauptsbeines gelegenen Anastomose der Vena ophthalmica mit der Vena jugularis interna über dem Foramen jugulare. Der Sinus cavernosus geht seitlich vom Türkensattel aus der erweiterten Vena ophthalmica hervor, deren ursprünglich ganz kurzes in den Sinus transversus mündendes Endstück auf der Felsenbeinkante zum Sinus petrosus superior wird.

Die Entwicklung des Pfortaderkreislaufs vollzieht sich durch tiefgreifende Umwandlungen im Gebiete der Dotter- und Nabelvenen. Die Rückbildung der Nabelblase bedingt natürlich auch die Rückbildung der Nabelblasengefäße, und nur die Teile der Nabelblasenvenen, welche auch das Blut aus dem Darme ableiten, werden erhalten und weiter ausgebildet. Sie bilden durch Anastomosen einen kranialen und kaudalen Venenring um den Darm (Fig. 302 *B* und *C*). Dann schwindet zuerst die rechte Hälfte des kaudalen und hierauf die linke Hälfte des kranialen, dicht unter der Leber gelegenen Ringes. Aus dem Rest entsteht eine einfache den Darm spiralig umgreifende Vene. Sie wird durch Aufnahme der Vena mesenterica und der Vena gastrolienalis zur primitiven Pfortader.

Die Strecke von der Eintrittsstelle der linken Nabelblasenvene in die Leber bis zu ihrer Mündung in den rechten Sinus reuniens wird zum Ductus venosus (Arantii). Aus der rechten Nabelblasenvene leiten Venae hepaticae advehentes (Fig. 302 *C* †) das Blut in die Leber.

Parallel der Rückbildung der Nabelblasenvenen übernimmt die linke Nabelvene die Blutversorgung der rasch wachsenden Leber. Da sich die linke Nabelvene beim Menschen mit dem kranialen Venenring verbindet, kann ein Teil ihres Blutes direkt durch den Ductus venosus abfließen. Ein anderer Teil tritt durch die Vena hepatica advehentes sinistrae in die Leber ein.

Der kraniale Teil der vorübergehend mit den Blutgefäßen der Leber anastomosierenden rechten Nabelvene obliteriert bis auf Reste, die als Venae revehentes bestehen bleiben. Die übrige Vene wird zu einer Vene der Bauchwand.

Jetzt fließt also neben dem venösen Blute des Darmes und seiner Anhangsorgane (mit Ausschluß der Leber) auch das aus der Placenta abgeleitete Blut durch die linke Nabelvene teils durch Venae advehentes in die Leber, teils durch den Ductus venosus in den Sinus reuniens und später in die untere Hohlvene. Die Venae hepaticae revehentes werden zu den Lebervenen.

Die sekundäre Pfortader besteht also aus einem aus der primitiven Pfortader hervorgegangenen rechten Ast, der Venae hepaticae advehens dextra (Fig. 302 *C* †), und einem aus dem kranialen Teile des oberen Venenringes hervorgegangenen linken Ast, der die Pfortader mit dem Leberteil der linken Nabelvene verbindet (Fig. 302 *C* ×).

Vorläufer der Vena cava inferior sind die beiden Venae cardinales, welche das venöse Blut aus der dorsalen Rumpfwand, der Beckenhöhle und der Beckengliedmaße durch die Venae hypogastricae iliacae externae und femorales sammeln und durch die Ductus Cuvieri ins Herz leiten. Bei den über den Fischen stehenden Wirbeltieren tritt an Stelle dieser paarigen venösen Abflußbahnen eine neue unpaare für die untere Körperhälfte, die Vena cava inferior. Sie entsteht aus einer kürzeren kranialen und einer längeren kaudalen, zumeist aus dem Urnierengebiet der Vena cardinalis dextra hervorgegangenen Anlage. Der kraniale Teil tritt rechts von der Aorta zwischen den beiden Urnieren auf, mündet nach vorne in den Venensinus und anastomosiert kaudalwärts durch Queräste mit den beiden Kardinalvenen (Fig. 303). Da in die so entstandene Querverbindung der Kardinalvenen auch Venae revehentes der Urnieren münden, findet das Urnierenblut und das Blut der kaudalen Gebiete beider Kardinalvenen günstigen Abfluß in die zuerst unscheinbare unpaare Anlage der unteren Hohlvene, die sich nun rasch beträchtlich erweitert.

Dieses Stadium einer nach oben unpaaren, nach unten zu beiden Seiten der Aorta in zwei Längsstämme geteilten Vena cava inferior (Fig. 304) findet sich bei Echidna, Edentaten und Cetaceen, beim Menschen aber nur als seltene Hemmungsbildung.

In der Regel erweitert sich allmählich die rechte in der direkten Verlängerung der Hohlvene gelegene Kardinalvene ihrer günstigeren Abflußverhältnisse wegen und bildet den kaudalen Teil der unteren Hohlvene. Die linke verkümmert und verschwindet (Fig. 305). Außerdem aber entsteht in der Beckengegend vor der A. sacralis media eine Anastomose zwischen beiden Kardinalvenen (Fig. 304). Sie führt das Blut aus der linken Vena iliaca externa, hypo-

gastrica und femoralis als Vena die spätere iliaca communis sinistra in die rechte Körperseite hinüber.

Dadurch wird der zwischen Nierenvene und Becken gelegene Abschnitt der Vena cardinalis sinistra funktionslos und verkümmert mit eintretender Rückbildung der Urniere (Fig. 305), während die rechte Kardinalvene sich in den zwischen der Nierenvene und dem Zusammen-

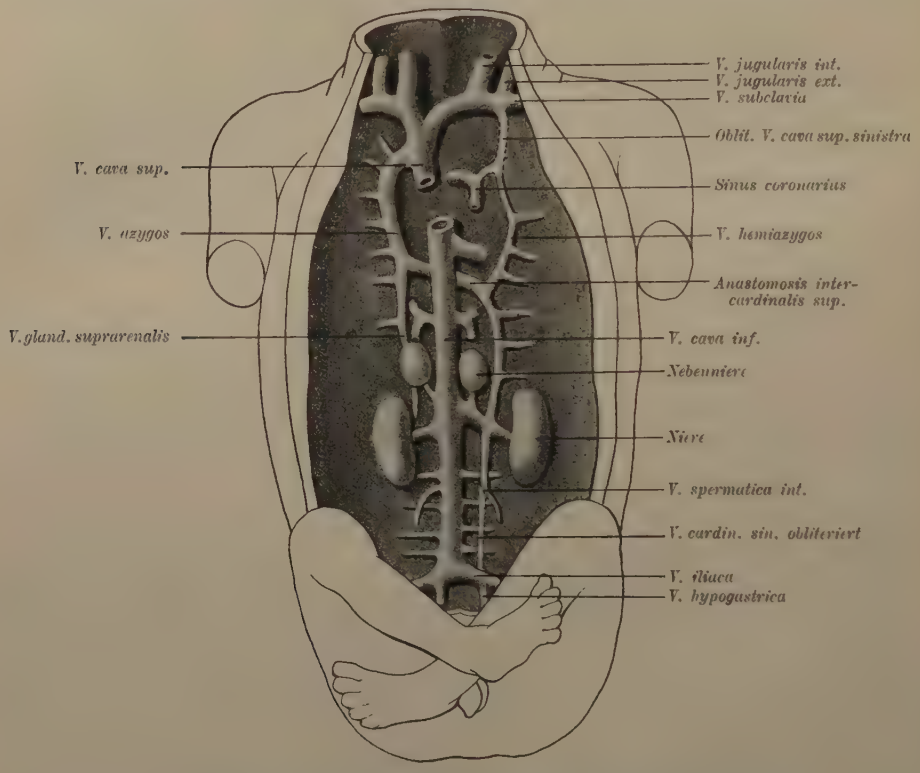



Fig. 305. Schema der Venenentwicklung. Nach J. Kollmann.
Die Vena cava sup. sinistra ist geschwunden; die Anastomose zwischen den beiden oberen Hohlvenen ist zur V. anonyma sinistra geworden; aus dem vorderen Abschnitt der Kardinalvenen ist die Vena azygos und hemiazygos entstanden. Der Urnierenteil der V. cardinalis sinistra ist bis auf die linke Vena spermatica zurückgebildet. Das gesamte Blut der unteren Körperhälfte strömt durch den Urnierenteil der rechten Kardinalvene, welche zum unteren Abschnitt der Vena cava inf. wird.

fluß der Venae iliacae communes gelegenen Teil der Vena cava inferior (Fig. 305) umwandelt.

Die Vena azygos und hemiazygos (ἄζυγος = ungepaart, ἡμιάζυγος = halbungepaart) entstehen aus den kranialen Gebieten der beiden Kardinalvenen, welche das Blut aus den Interkostalräumen sammeln. Durch die Rückbildung der linken oberen Hohlvene (Fig. 305) wird der Abfluß aus der linken Kardinalvene direkt in den linken Vorhof gestört, und deren ganze Strecke verkümmert um so mehr, als eine

zwischen Aorta und Wirbelsäule in der Höhe des achten Brustsegmentes entstandene weitere Queranastomose zwischen beiden Kardinalvenen (Fig. 304 und 305) das Blut aus der linken Körperhälfte in die rechte ableitet. Damit wird das Bruststück der linken Vena cardinalis mit der erwähnten Anastomose zur Vena hemiazygos,

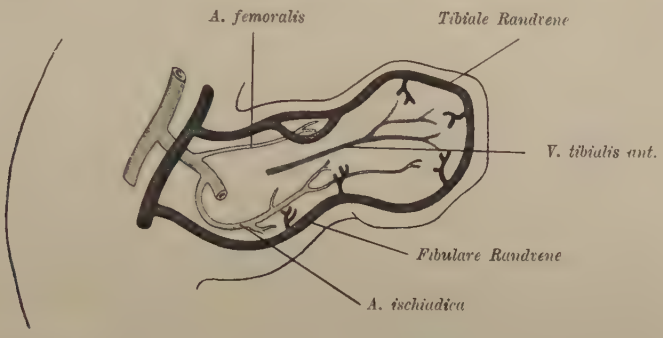



Fig. 306. Primäre Arterien und Venen der Beckengliedmaße eines menschlichen Embryos von sechs Wochen. Nach J. Kollmann.

die rechte Vena cardinalis post. zur Vena azygos (Fig. 305). Beide können durch Anastomosen mit den Lumbalvenen in Zusammenhang bleiben.

Ausnahmsweise werden beim Menschen alle möglichen Entwicklungsformen dieser beiden Venen als Tierähnlichkeiten gefunden.

Die Extremitätenvenen bestehen zuerst aus segmentalen, zwischen zwei Myotomen in den Rumpf verlaufenden Venenästchen (Sauropsiden). In den vorderen und hinteren Extremitätenstummeln und -schaufeln bilden sich dann je zwei am radialen, beziehungsweise tibialen, und ulnaren, beziehungsweise fibularen Rande gelegene und am distalen Extremitätenende anastomosierende Bahnen: die radiale und ulnare sowie tibiale und fibulare Randvene der Extremität. Durch die vorwachsenden Knorpelanlagen der Finger und Zehen wird die Randvene in einzelne Strecken zerlegt. Das Blut fließt nun statt in die Randvenen durch die zwischen den Fingern entstandenen Interdigitalvenen in die an der Außenfläche der Extremität neu entwickelte Vena cephalica (Fig. 307). Der Oberarmabschnitt der ulnaren Randvene wird zur Vena brachialis und subclavia.

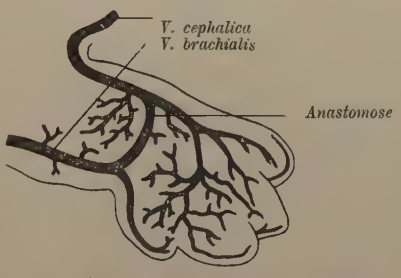



Fig. 307. Auftreten der sekundären Gefäße in der Anlage der Brustgliedmaße eines Kaninchenembryos vom 16. Tage. Nach J. Kollmann.

An der Beckengliedmaße wird die fibulare Randvene (Kaninchen) im Bereiche des Unterschenkels zur Vena saphena parva, im Be-

reiche des Oberschenkels gelangt sie als Vena ischiadica mit dem N. ischiadicus ins Becken.

Die vom Fußrücken entstehenden und in die fibulare Randvene in der Kniegegend mündende Vena tibialis anterior sowie die Vena saphena (sâfin = die Verborgene) magna sind sekundäre Bildungen. Erst spät entsteht die Vena femoralis.

## Die Entwicklung des Lymphgefäßsystems.

Die embryonalen Lymphgefäße der Amnioten entwickeln sich durch Zusammenfluß interzellulärer Spalten im Mesenchym. So entstehen anfänglich voneinander getrennte größere Hohlräume, die sich zu zusammenhängenden Lymphbahnen vereinigen. Die diese Lymphgefäßanlagen begrenzenden Mesenchymzellen werden zu Endothelien. Das lymphatische Endothel ist somit nicht, wie man früher glaubte, durch Sprossung des Endothels der Blutgefäße entstanden.

Ein zweiter nur geringer Teil des fertigen Lymphgefäßsystems entstammt embryonalen Venen gewisser Bezirke und dient nur als Verbindungsstück zwischen dem Venensystem und den erwähnten selbständig und unabhängig von den Venen entstandenen Lymphgefäßen. Bei Säugern liefern die embryonalen Venae cardinales anteriores et posteriores an ihrer Vereinigungsstelle zu den Cuvierschen Gängen den Saccus lymphaticus jugularis. Er trennt sich für kurze Zeit ganz von den Venen und verbindet sich mit den primären Lymphgefäßsystem durch zwei bilateral symmetrische Sammelgänge mit zahlreichen Anastomosen, den rechten und linken Ductus thoracicus. Jeder leitet die Lymphe des Körpers und der Beckengliedmaße dem Saccus jugularis seiner Seite zu. Später erhält einer dieser Gänge das Übergewicht über den anderen und entwickelt sich einseitig weiter, ausnahmsweise können auch beide Gänge bestehen bleiben. Kleinere Lymphbahnen übernehmen die Ableitung der Lymphe vom Kopfe, vom Halse, von der Brustgliedmaße und von dem vorderen Mediastinalraum zum Saccus jugularis ihrer Seite. Er tritt nach der vorübergehenden Lösung vom Venensystem wieder mit ihm in sekundäre und dauernde Verbindung. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung kann die eine oder andere dieser lymphatisch venösen Verbindungen veröden, woraus sich Varietäten der Mündung des Ductus thoracicus erklären. Der Saccus jugularis wird als ein Lymphherz, als Rest der bei niederen Tieren so zahlreichen Lymphherzen betrachtet. Beim Huhn wird außerdem noch vorübergehend ein kaudales Lymphherz gebildet, das sich bei Reptilien zeitlebens erhält.

Es ist fraglich, ob die Lymphocyten aus dem zirkulierenden Blute oder aus dem Bindegewebe selbst stammen. Ihre für die Lymphknötchen des Darmes behauptete Entstehung aus Darmepithel muß

ich ablehnen. Die solitären Lymphknötchen entstehen im Bindegewebe der Submucosa durch Leukocytenanhäufungen.

Die zusammengesetzten und umkapselten Lymphknoten, die sogenannten „Lymphdrüsen", legen sich beim Menschen im dritten Monate zunächst als allgemeine Anlage in Form von Lymphgefäßgeflechten an, deren Maschen ein besonders zartes und blutgefäßreiches Bindegewebe einnimmt. Sehr früh zerfällt die allgemeine Anlage durch Teilung in besondere Anlagen, in denen kleine in reger Vermehrung begriffene Rundzellen auftreten. Der ursprüngliche Lymphgefäßplexus wird zum äußeren Lymphsinus des Lymphknotens, die das Innere des Knotens durchsetzenden Lymphgefäße gehen aus dem feinen Lymphgefäßplexus des bindegewebigen Zentrums der Anlage hervor. Fortschreitende zellige Infiltration führt zur Bildung der einzelnen Lymphknötchen und deren Markstränge. Die Trabekel sind teils neu entstanden, teils Reste von Bindegewebe und Gefäßen in den Maschen des Lymphnetzes.

Als erste Spur der Milz begegnet man bei menschlichen Embryonen im ersten Monat von etwa 8 mm Länge einer Anhäufung von Rundzellen im Mesogastrium dorsale nahe dem Magenfundus. Sie wird von manchen aus einer Wucherung des Cölomepithels abgeleitet. Die ebenfalls behauptete Entstehung der Milz aus einer abortiven Pankreasanlage ist sehr unwahrscheinlich und unbestätigt. Nach meinen Erfahrungen findet man, ohne eine Beteiligung des Cölomepithels auf dem Mesogastrium von der Milzbildung sicher ausschließen zu können (bei Embryonen von 1,8—2 cm vom Menschen, Hund, Schaf, Igel), eine Anhäufung kleiner Rundzellen im interlamellären Bindegewebe (Fig. 278). Danach wäre die Milz der Säugetiere rein mesoblastischer Abkunft. Später begrenzt sich diese Zellanhäufung schärfer und sondert sich in ein bindegewebiges, von muskulösen Trabekeln durchzogenes gefäßreiches Gerüst, in dessen Maschen die Milzpulpa liegt. An bestimmten Stellen der Arterienwände wird die Zellinfiltration besonders deutlich und bildet die rundlichen Anlagen der als Malpighischen Körperchen bekannten Lymphknötchen.

### d) Der embryonale Kreislauf.

Die Schilderung des embryonalen Kreislaufs hat zu unterscheiden:

1. den Dottersack- oder Nabelblasenkreislauf und
2. den Allantois- oder Placentarkreislauf.

Der schon (S. 233) abgehandelte Nabelblasenkreislauf wird bei den Mammalien bald bedeutungslos und kommt nicht weiter in Betracht.

Viel wichtiger ist der Allantois- oder Placentarkreislauf, welcher die Atmung und Ernährung des Embryos besorgt, während

noch keine Scheidung in den respiratorischen Lungen- und den nutritorischen Körperkreislauf besteht.

Alle embryonalen Gefäße mit Ausnahme der arterielles Blut führenden Nabelvene enthalten mehr oder minder gemischtes Blut.

Die beiden Nabelarterien leiten kohlesäurehaltiges, mit Zersetzungsprodukten des embryonalen Stoffwechsels beladenes Blut durch den Nabelstrang zur Placenta fetalis. Ihre Zottengefäße tauschen aus dem mütterlichen Blute der intervillösen Räume der Placenta materna Sauerstoff und Nährmaterial ein, und das so arteriell gewordene Blut fließt durch die Nabelvene zur Leberpforte (Fig. 308). Dort mischt es sich entweder, wie beispielsweise beim Pferde und Schweine, mit dem aus dem Darme abgeleiteten Pfortaderblut und fließt mit diesem durch die Leber und durch die Lebervenen in die untere Hohlvene, oder aber es strömt, wie bei den Raubtieren, Wiederkäuern, Menschenaffen und den Menschen, ein großer Teil des Nabelvenenblutes direkt durch den Ductus venosus (Arantii) in die untere Hohlvene, während der kleinere Teil mit dem Pfortaderblut durch die Leber indirekt dorthin gelangt. In beiden Fällen findet in der unteren Hohlvene die Zumischung des aus der unteren Körperhälfte, den Beckenorganen, den Nieren und den Beckengliedmaßen stammenden Blutes statt. Der größte Teil dieser gemischten Blutmasse wird in der rechten Vorkammer durch die beim Embryo große Valvula venae cavae inferioris (Eustachii) wie durch die Wehr gegen das Foramen ovale, dessen Klappe ähnlich einem geöffneten Türflügel in die linke Vorkammer hereinhängt, hingeleitet und gelangt so direkt in die linke Vorkammer, mischt sich dort mit dem Blute der Lungenvenen, gelangt in die linke Kammer und in die Aorta ascendens und descendens. Der übrige Teil strömt, mit dem durch die obere Hohlvene aus Kopf, Hals und Brustgliedmaßen gesammelten venösen Blute sich mischend, in die rechte Kammer, durch den Stamm der Lungenarterie in geringer Menge in die Lunge und durch die Lungenvenen in die linke Vorkammer. Der weitaus größere Teil geht durch den Ductus arteriosus in die Aorta descendens.

Der Placentarkreislauf bildet eine mächtige Seitenbahn des im Embryo selbst gelegenen Kreislaufes und wird, abgesehen von dem in der Aorta herrschenden Blutdruck, noch besonders durch die dicke Musculoelastica der Nabelarterien- und Nabelvenenäste begünstigt.

Jede (länger dauernde Unterbrechung des embryonalen Kreislaufs (z. B. durch Kompression der Nabelvene) führt zum Tod des Embryos durch Kohlensäurevergiftung.

Das Überströmen des Blutes der unteren Hohlvene aus dem rechten Vorhof in den linken wird durch den dort herrschenden geringeren Blutdruck begünstigt.

Aber diese Verhältnisse ändern sich mit dem ersten Atemzuge nach der Geburt und dem Wegfall des Placentarkreislaufes.

Durch die bei der Atmung stattfindende Ausdehnung des Brustkorbes wird eine größere Blutmasse durch die Lungenarterie in die

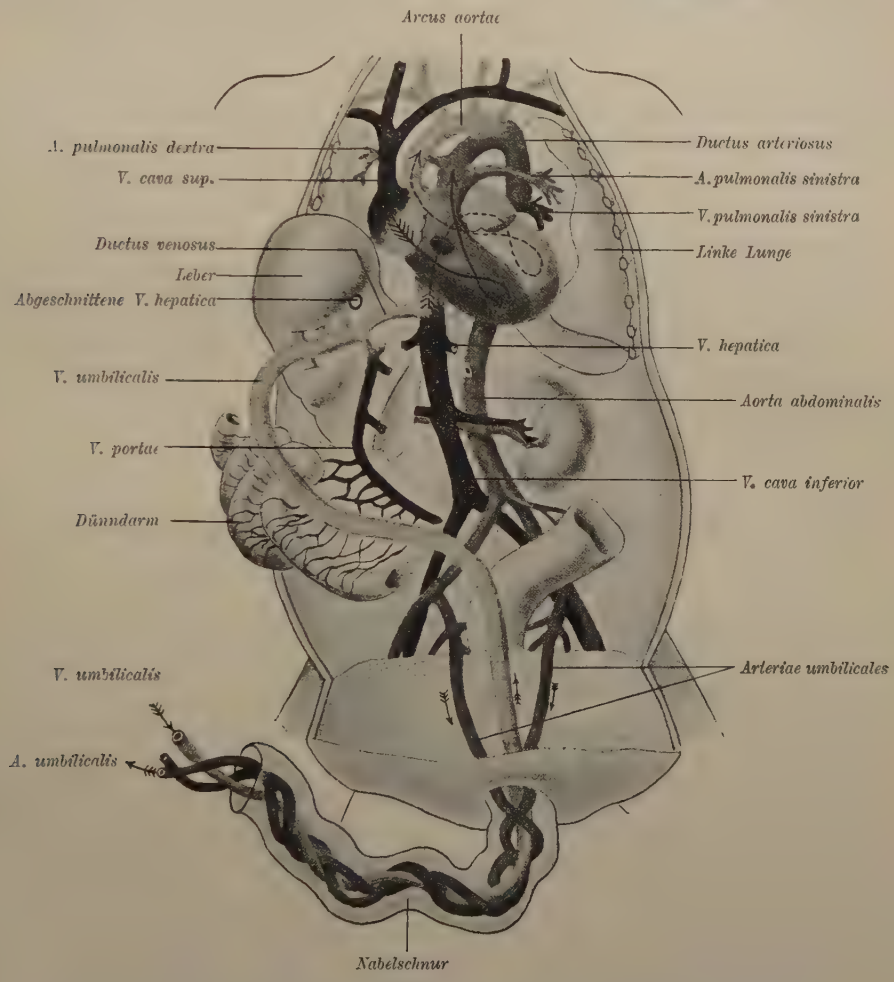



Fig. 308. Schema des embryonalen Kreislaufes des Menschen. Nach J. Kollmann. Aretrielles Blut hell, venöses dunkel, gemischtes Blut durch Zwischentöne markiert.

Lungen angesaugt und durch die Lungenvenen in die linke Vorkammer zurückgeleitet. Dadurch steigt in dieser der Blutdruck, und die Klappe des ovalen Loches wird wie ein sich schließender Türflügel dem Limbus foraminis ovalis angelegt, verwächst mit ihm und schließt das ovale Loch.

So wird durch den ersten Atemzug der Lungenkreislauf eingeleitet und dauernd von dem Körperkreislauf geschieden. Nun gelangt

alles venöse Blut durch die Lungenarterie in die Lunge und fließt aus ihr arteriell durch die Lungenvenen in die rechte Herzhälfte und in die Aorta.

Bei unzureichendem Verschlusse des ovalen Loches wird auch noch nach der Geburt venöses Blut aus der rechten Vorkammer dem arteriellen Blute in der linken Vorkammer beigemischt und durch die Aorta im Körper verteilt. Es besteht dann eine mehr oder mindere Cyanose (κυάνωσις = blaue Farbe).

Die Ausbildung des Lungenkreislaufs entlastet den Ductus arteriosus. Er wird blutleer, seine Wandung kollabiert, seine Muskulatur degeneriert fettig und die einstige Arterie obliteriert zum Ligamentum arteriosum. Da durch den Ausfall dieser Zuflußbahn der Blutdruck auch in der Aorta descendens sinkt, fließt auch kein Blut mehr in die nach der Geburt funktionslos gewordene Nabelarterie. Die bindegewebigen Reste ihrer obliterierten Stämme erhalten sich als Chordae vesicales laterales. Die gleichzeitig funktionslos gewordene obliterierte Nabelvene wird vom Nabelring bis zur Leberpforte zum Ligamentum teres hepatis, der Ductus venosus zum Ligamentum venosum.

## II. Die Entwicklung des Muskelsystems.

### 1. Die glatte Muskulatur.

Glatte und quergestreifte Muskelfasern bilden verschiedene Entwicklungsgrade kontraktilen Gewebes, gleichen sich in frühen Entwicklungsperioden und können sich an einem und demselben Organe bei verschiedenen Tierklassen vertreten (so besteht die Irismuskulatur der Säuger aus glatten, die der Vögel aus quergestreiften Muskeln). Weitaus die meisten Muskeln entstehen aus dem Mittelblatt. Nur die epithelialen Irismuskeln (Sphincter und dilatator pupillae) und die subepithelialen Muskeln der Hautdrüsen entstammen dem Epidermisblatt. Die Muskeln bilden sich unabhängig vom Nervensystem, erweisen sich aber später von ihm abhängig (Muskelschwund nach Nervendurchschneidungen oder -lähmungen).

Die Bildungszellen für die glatten Muskelfasern sind nicht zu besonderen Primitivorganen gruppiert, sondern liegen zwischen anderen Zellen des syncytialen Mesenchyms oder später im embryonalen Bindegewebe, vermehren sich durch mitotische Teilung und werden spindelförmig. Außer spindelförmigen findet man auch glatte Muskelzellen mit gabelig geteilten Enden. Alle glatten Muskelzellen sind einkernig und zeichnen sich durch scharfe Konturen und einen gewissen Glanz aus. Nur ausnahmsweise findet man die Oberfläche ihres Cytoplasmas durch Fibrillenbildung andeutungsweise quer- oder längsgestreift.

Die glatten Muskelzellen werden durch feine Bindegewebsfasergitter und gewöhnliche Bindegewebsfibrillen zu Häuten und Bündeln verheftet.

## 2. Die quergestreifte Muskulatur.

Man hat die Rumpf-, Kopf- und Extremitätenmuskulatur zu unterscheiden.

Die quergestreifte Skeletmuskulatur des Rumpfes und der Extremitäten entsteht aus bestimmten Primitivorganen, den metamer und symmetrisch angeordneten rechts und links vom Neuralrohr gelegenen Muskelplatten, Myotomen oder Myomeren (*μῦς* = Muskel, *τομός* = der Abschnitt, *μέρος* = Teil) oder, wie am nichtsegmentierten Kopfe, aus Mesenchymverdichtungen, dem Vormuskelblastem (*βλάστημα* = Keim).

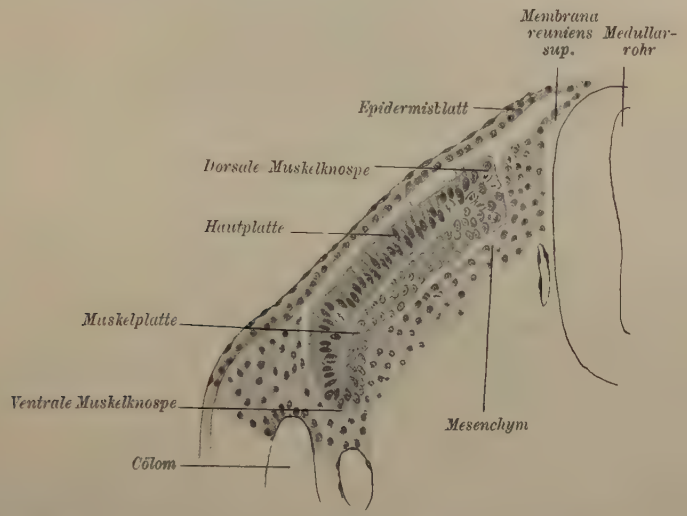



Fig. 308. Querschnitt durch das achte Rumpfmyotom eines Dohlenembryos von 5 mm mit 17 Urwirbelpaaren. Vergr. etwa 350 : 1.

Die Sonderung der Myotome setzt in kraniokaudaler Richtung ein. Nach Auflösung der ursprünglich epithelialen Hautplatte in das Mesenchym der Cutis bilden nur die mitosenreiche dorsale und ventrale Kante des dorsalen Urwirbelteiles, in welcher sich die Cutisplatte in die Muskelplatte umschlägt, Keimzentren zur Bildung von Cutis- und Muskelelementen (siehe Fig. 308). Da dabei die Muskelplatte neben ihrem Dickenwachstum auch immer breiter wird, so wird ihre ventrale Kante immer weiter ventral in der Körperwand vorgeschoben und liefert so nicht nur die Muskulatur des Rückens, sondern auch, im Mesenchym der Parietalzone vorwachsend, die der Leibeswände.

Die Myotome bestehen aus spindelförmigen, parallel der Längsachse des Embryos verlaufenden Zellen und werden durch senkrecht auf die Längsachse des Embryos verlaufende Bindegewebsblätter, die Myo-

septen, und durch die in ihnen verlaufenden Intersegmentalarterien voneinander geschieden. An den Myosepten gewinnen die bald zu zylindrischen Fasern auswachsenden Muskelzellen Ansatz (Fig. 310). In jedes Myotom wachsen Äste des zugehörigen Spinalnerven ein, und zwar dessen dorsaler Ast in die dorsalen, dessen ventraler in die ventralen Felder (Fig. 106 u. 309).

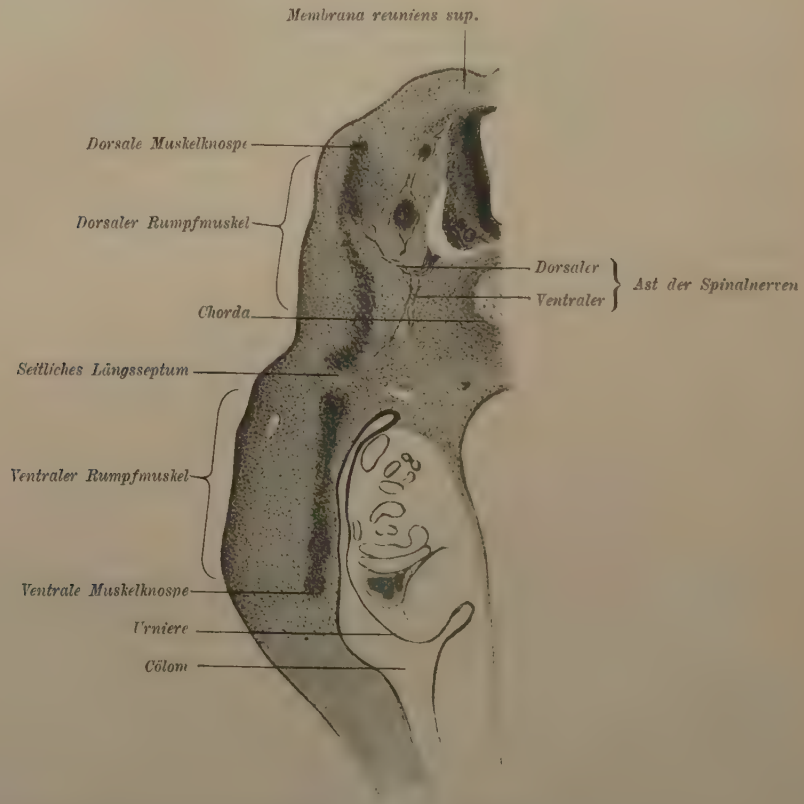



Fig. 309. Querschnitt durch einen Dohlenembryo von 0,7 cm Länge. Vergr. etwa 70:1.

Alle aus einem und demselben Myotom hervorgegangenen Muskeln werden von einem und demselben zugehörigen Spinalnerven versorgt.

Die Abkunft eines Muskels ist trotz aller späteren Verschiebung durch den zugehörigen Nerven feststellbar, dessen längerer oder kürzerer Verlauf den Weg der Verschiebung anzeigt (z. B. Verschiebung des Zwerchfells und N. phrenicus.)

Die Gesamtheit der Myotome bildet die längs des Rumpfes vom Kopfe bis zum Schwanze reichende metamere Seitenrumpfmuskulatur, welche durch eine horizontale Bindegewebsplatte, das laterale Längsseptum, jederseits in den dorsalen und ventralen Seitenrumpfmuskel geschieden wird (siehe Fig. 309), ein Zustand, der bei den Fischen zeitlebens besteht. Ein dorsales und

ventrales medianes Septum scheidet die Rumpfmuskulatur beider Körperhälften.

Die histologische Differenzierung der quergestreiften Muskeln geschieht in der Muskelplatte, deren anfänglich durch Zellbrücken zusammenhängende und so ein Syncytium bildende Zellen sich zu mehr parallel gestellten plasmareichen, zylindrischen Zellformen, zu den Myoblasten (μῦς = Muskel, βλαστός = Keim), in denen aber noch keine Spur einer Streifung erkennbar ist, ordnen.

Die Vermehrung der Muskelkerne geschieht zuerst durch Mitose, später durch direkte Kernteilung. Nicht immer folgt der Kernteilung

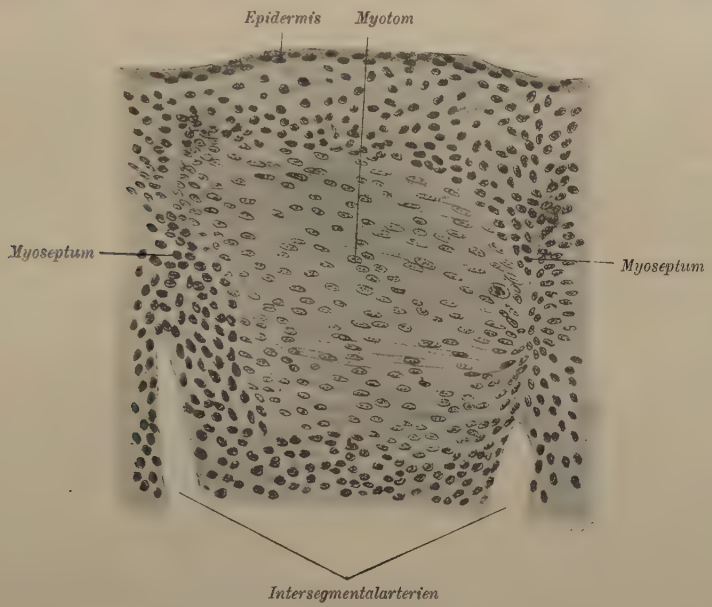



Fig. 310, Sagittalschnitt durch ein Myotom eines Schweineembryos von 1,2 cm Länge. Vergr. etwa 350 : 1.

eine Zellteilung. Die ursprünglich axial gelegenen Kerne werden später nach der Peripherie verschoben.

In dem Myoplasma tritt nun eine Menge feinster Körnchen auf, die sich in Längs- und Querlinien ordnen und so zur Bildung der Primitivfibrillen führen. Es läßt sich feststellen, daß solche Fibrillen die Körper mehrerer in einer Reihe gelegenen Myoblasten und die Myosepten durchsetzen. Gleichzeitig wächst der Muskel, während ein Teil der angelegten Myoblasten wieder zugrunde geht. Nach Ausbildung der fibrillären Längs- und Querstreifung ist der Myoblast zur Muskelfaser geworden. Beim zehnwöchigen menschlichen Embryo ist die Querstreifung der Muskelfasern schon vollkommen entwickelt.

Vom dritten Monat ab findet eine Vermehrung der Myofibrillen durch Längsspaltung der Fasern statt. Die äußere strukturlose, einer

Crusta entsprechende Schicht einer Muskelfaser wird zum Sarcolemma (σάρξ = Fleisch, λέμμα = Rinde).

In den Myotomen vermehren sich die Myoblasten durch Teilung der schon vorhandenen. Im Mesenchym der Gliedmaßen und des Kopfes findet eine kontinuierliche Umbildung von Mesenchymzellen in Myoblasten statt, die aber bald aufhört. Dann bilden sich neue Myoblasten durch Abspaltung aus schon vorhandenen.

Nun dringen aus dem Sklerotom zwischen die Muskelfasern Bindegewebe, Blutgefäße und Nerven ein, trennen ganze Bündel ab, umhüllen sie und zerspalten die einheitliche primitive Muskulatur in einzelne Muskelgruppen.

Es können aber auch die Muskeln benachbarter Myotome miteinander verwachsen, wobei jedoch jedes Myotom seinen zugehörigen Nerven beibehält. Im Gegensatze zu den monomeren (μόνος = einzeln,

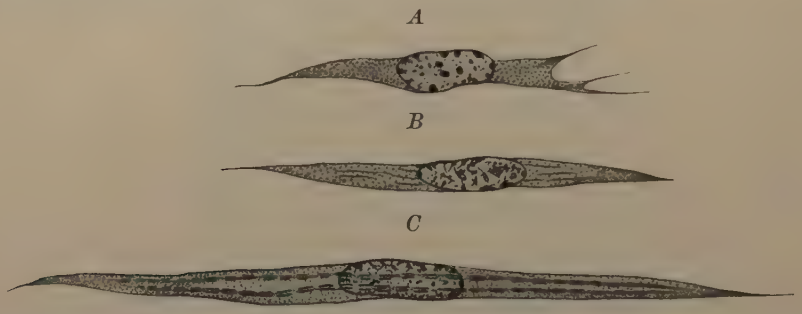



Fig. 311. Umbildung der Myoblasten zu Muskelfibrillen. Nach Godlewski.
*A* Myoblast mit körnigem Plasma von einem Schafembryo von 13 mm, *B* Myoblast von einem menschlichen Embryo von 10 mm mit noch unsegmentierten Fibrillen, *C* Myoblast von einem 5 mm langen Kaninchenembryo mit segmentierten Fibrillen. Starke Vergrößerung.

μέρος = Teil), aus einem Myotom hervorgegangenen Muskeln entstehen so pleiomere (πλεῖος = mehrere, μέρος = Teil) aus mehreren Myotomen bestehende und von mehreren Nerven innervierte Muskeln. Die weitere Ausbildung des Skeletes, das mit seinen zahlreichen Fortsätzen den Muskelbündeln immer kompliziertere Ansatz- und Endpunkte bietet, führt so je nach der größeren oder geringeren Beweglichkeit seiner einzelnen Regionen zur weiteren Gliederung der Muskulatur in einzelne Muskelgruppen und -Individuen oder veranlaßt bei späterer Immobilisierung gewisser Strecken durch Synostose (z. B. am Kreuzbein und Steißbein des Menschen) die Rückbildung bereits gesonderter Muskeln zu bindegewebigen Strängen. So beeinflussen sich Skelet und Muskulatur in ihrer gegenseitigen Aus- oder Rückbildung.

Die langen dorsalen Rumpfmuskeln entstehen durch Verschmelzung der Myotome unter Schwund der Myosepten. Sie zerfallen in eine mediale Masse, das System des Transversospinalis und des Spinalis, und in eine laterale, den Sacrospinalis. Dabei

können oberflächliche Muskelbündel mehrere der inzwischen gebildeten Wirbel überspringen, während die tiefen, von Wirbel zu Wirbel verlaufend, ihre ursprüngliche Metamerie bewahren. Bei Embryonen von 11 mm scheidet schon die Fascia lumbodorsalis die Rückenmuskeln von den Extremitätenmuskeln, nämlich von dem Trapezius, Rhomboideus und Latissimus dorsi.

Die ventrale Rumpfmuskulatur, welche auch die prävertebralen Muskeln liefert, behält entweder ihre Metamerie bei, wie die Intercostalmuskeln, oder es entstehen durch Konfluenz von Myomeren unter Rückbildung der Myosepten oder der Bauchrippen die breiten und langen Bauchmuskeln, an denen, wie z. B. am Rectus

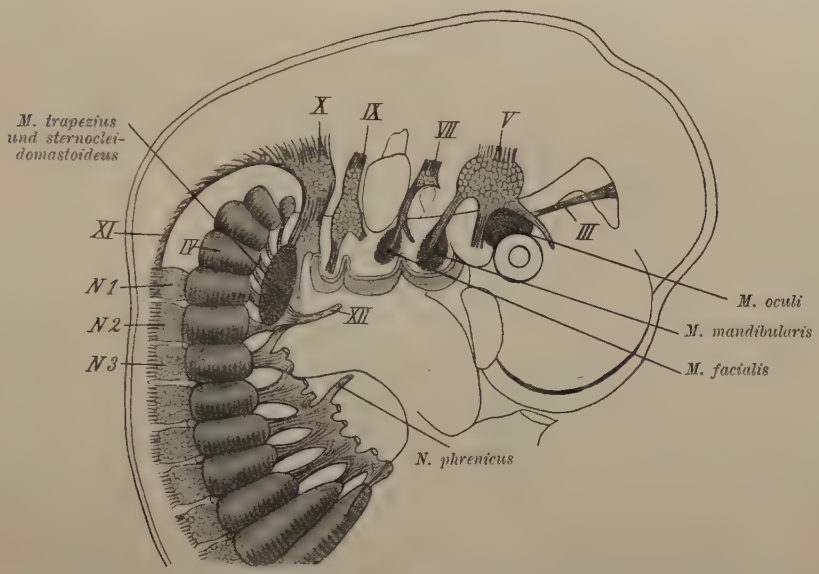



Fig. 312. Anlage der Kopf- und Rumpfmuskulatur in einem 7 mm langen menschlichen Embryo. Nach Levis.
III—XI = Hirnnerven; XII Hypoglossus; N 1—3 = 1.—3. Spinalganglion; vor den Spinalganglien die Myotomreihe.

des Menschen, die ursprüngliche Metamerie noch, wenn auch nur in unvollständiger Weise, durch Inscriptiones tendineae angedeutet ist. Der Rectus abdominis entsteht aus einer vor den Rippenenden die ventrale Muskelplatte abschließenden verdickten Längsleiste.

Die Muskulatur des Perinäum sondert sich aus dem schon früh vorhandenen Sphincter cloacae, der sich nach Bildung der Afteröffnung und des Sinus urogenitalis in einen Sphincter ani und Sphincter sinus urogenitalis scheidet. Dieser ist der Mutterboden für die Dammuskeln. Der Levator ani trennt sich vom Musculus coccygeus und wächst zur Blase, Prostata und Scheide herunter, verbindet sich somit erst sekundär mit den Dammuskeln.

Die prävertebralen Halsmuskeln — der Longus colli und capitis — entstammen Myotomfortsätzen, die infrahyalen Muskeln dagegen einem paarigen Vormuskelblastem zu beiden Seiten des Halses. Es hängt kopfwärts mit dem Vormuskelgewebe der Zunge, kaudal an der Spitze der ersten Rippe mit dem des Zwerchfells zusammen. Diese Infrahyoidwülste werden von Ramus descendens des Hypoglossus unter starker Beteiligung der Cervicalnerven innerviert und liefern die schlanken Muskeln unter dem Zungenbein (Sternohyoideus, Sternothyreoideus, Thyreohyoideus und Omohyoideus). Andererseits gehen aus ihnen die Scaleni, der Levator scapulae, der Serratus anterior und die Muskeln des Zwerchfells hervor (Fig. 312, 313, 314).

Die Muskulatur des Kopfes ist bezüglich ihrer Herkunft bei den Säugetieren und bei dem Menschen noch vielfach unklar.

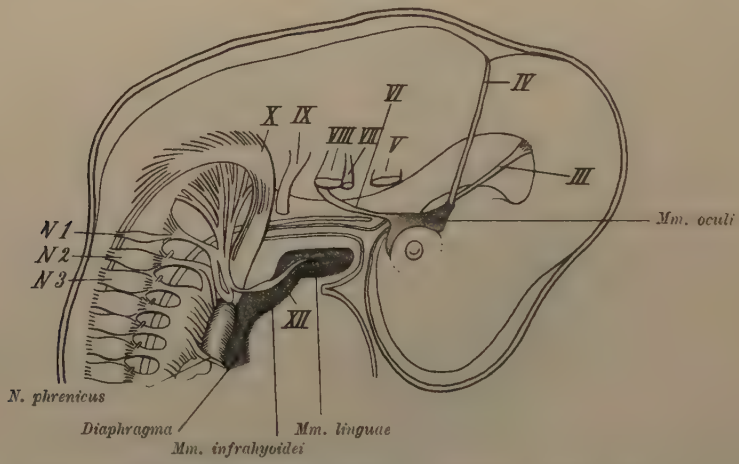



Fig. 313. Anlage der Augen-, Zungen- und infrahyalen Muskeln an einem 9 mm langen menschlichen Embryo. Nach Levis.

Bei allen darauf untersuchten Säugetieren finden sich drei bis vier später in dem Hinterhaupt aufgehende Urwirbel, aber ihre Muskelplatten schwinden bald, wenigstens die des ersten Myotoms.

Andeutungen von den bei Selachiern, Reptilien und Wasservögeln wohlentwickelten sogenannten „Kopfhöhlen“ in dem Vorderkopfe vor dem Labyrinthbläschen sind zwar auch bei Säugetieren und dem Menschen gefunden worden, werden jedoch sehr verschieden gedeutet. Die Augenmuskeln spalten sich beim Schweine und Menschen aus einer einheitlichen Mesenchymanlage ab und wachsen dann gegen die Augenblase hin (Fig. 314).

Die viscerale Muskulatur des Kopfes entsteht von den Schlundbogen aus, und zwar die von der motorischen Trigeminuswurzel versorgte von dem Mandibular-, die vom Facialis versorgte vom

Hyoidbogen aus. Von beiden Bogen breitet sich die Muskulatur auf Kopf und Gesicht aus und erhält hier ihre Ansatz- und Endpunkte. Die durch Glossopharyngeus und Vagus innervierte Muskulatur des Pharynx und des Kehlkopfes entstammt bei Mensch und Säugetier wahrscheinlich dem Mesenchym des dritten und vierten Kiemenbogens.

Die Zungenmuskulatur bildet sich aus dem Mesenchym des Mundbodens (Fig. 313). Erst bei menschlichen Embryonen von 20 mm sind alle Zungenmuskeln deutlich differenziert und durchflechten sich.

Die Muskulatur der Extremitäten ist ein Produkt der ventralen Rumpfmuskulatur. Wenigstens wachsen bei niederen Wirbeltieren Muskelknospen mehrerer Myotome lateral umbiegend in das

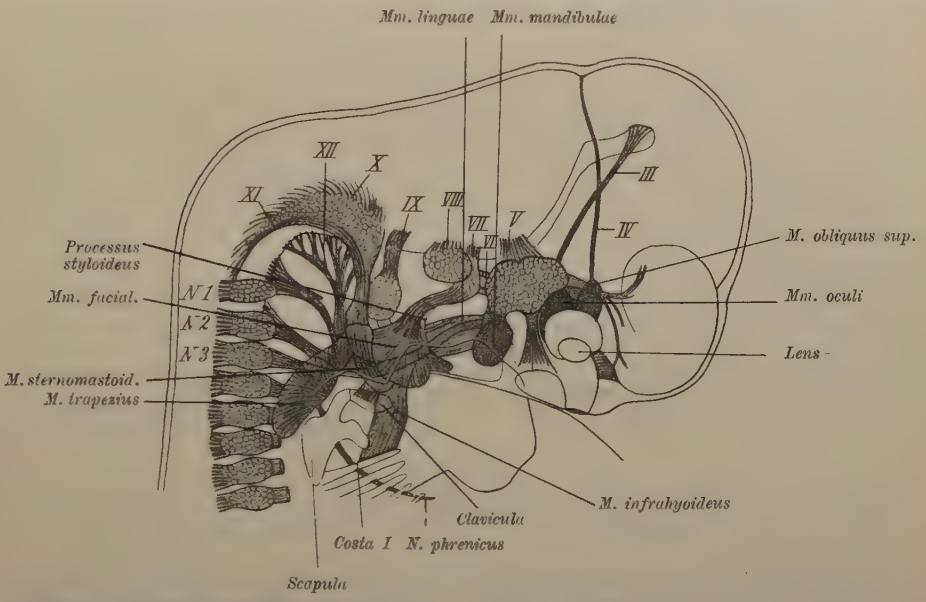



Fig. 314. Anlage der Muskulatur in einem 11 mm langen menschlichen Embryo. Nach Levis.

Mesenchym der Extremitätenanlage ein, in welche auch ventrale Äste von Spinalnerven verfolgbar sind. Diese Knospen lösen sich später von ihren Myotomen ab und sondern sich in die einzelnen Extremitätenmuskeln. Bei den Säugetieren und bei dem Menschen sind solche Knospen bis jetzt noch nicht gefunden worden, dagegen sollen vereinzelte Zellen von Myotomen aus in die Extremitätenanlage einwachsen.

Nach neueren Untersuchungen an menschlichen Embryonen bilden sich Muskeln der Extremität aus deren Mesenchym unter gleichzeitiger Anlage ihrer Sehnen.

Die Muskulatur des Aufhängegürtels der Extremitäten kann, namentlich an der Brustgliedmaße, über die Rumpfmuskulatur weg weit auf den Rumpf übergreifen (z. B. Pectoralis major, Levator scapulae, Latissimus dorsi, Trapezius) und hier neue Ansatzpunkte gewinnen.

Ihre Zugehörigkeit zur ventralen Muskulatur und zur Extremität wird aber durch ventrale Äste der Spinalnerven einwandslos sichergestellt. Über die Muskulatur des Zwerchfells siehe dieses S. 393.

Die Herzmuskulatur differenziert sich aus dem als Herzplatte bezeichneten Teil des visceralen Mesoblasts (Fig. 92). Die ursprünglich sternförmigen Zellen der Myocardanlage vermehren sich stark, wobei der Kernteilung durchaus nicht immer die Zellteilung nachfolgt. So entsteht auch das Myocardium als eine einheitliche Plasmamasse mit Kernen. In dieser differenzieren sich die Elementarfibrillen zuerst an der Peripherie der Plasmabalken und bilden auf dem Querschnitt derselben charakteristische „Fibrillenmäntel". Die als Grenzlinien der „Myocardzellen" beim Erwachsenen beschriebenen Querlinien sind eingerissene Perimysiumhäutchen oder Schrumpfungserscheinungen.

Aus dem Angeführten erhellt, daß die Skeletmuskulatur und das Myocardium zum weitaus größten Teile als eine durch nachträgliche Verschmelzung der Myoblasten gebildete Plasmamasse mit eingestreuten Kernen entsteht und somit als Syncytium betrachtet werden muß.

Seine bindegewebigen Hilfsorgane: Perimysien (*περί* = herum, *μῦς* = Muskel), Sehnen, Aponeurosen, Fascien usw. erhält der Muskel teils von dem ihn umgebenden Bindegewebe aufgelagert, teils schafft er sich solche erst durch Druck- und Zugwirkungen auf die mit ihm verbundenen Bindegewebsmassen. Erst relativ spät wachsen Blutgefäße zwischen die Muskelfibrillen ein und umspinnen sie. Die Muskelfasern stehen mit motorischen Endplatten in Zusammenhang. Außerdem enden zwischen den Muskelbündeln auch sensible Nervenfasern.

### Cölom, Herzbeutel-, Brust- und Bauchhöhle, Zwerchfell.

Vorläufer der Herzbeutel-, Brust- und Bauchhöhle sind die Parietalhöhle und das Endocöl.

Die Entstehung des Exocöls der Säugetiere durch Spaltung des Mesoblast außerhalb der Embryonalanlage, die Bildung des Endocöls innerhalb derselben und die Verbindung von Exocöl und Endocöl ist auf S. 125 beschrieben und durch die Abbildungen 96*B*, 98 und 143 dargestellt. Ebenso ist bemerkt worden, daß das Myocöl der Amnioten nach kurzem Bestehen ebenso schwindet wie die in der Wurzel des Nabelstrangs gelegene und vorübergehend Dünndarmschlingen aufnehmende Endocölausbuchtung (Fig. 127), das Omphalocöl (*ὀμφαλός* = Nabel, *κοίλωμα* = Höhle). Das bei Selachiern sehr deutlich in den Visceralbogen gelegene Branchiocöl (*βράγχια* = Kiemen) ist bis jetzt bei Säugetieren nur spurweise im dritten Visceralbogen von Schweineembryonen in Form eines Epithelbläschens gefunden worden. Ebenso besteht ein Kephalocöl (*κηφαλή* = Kopf) vorübergehend nur in den drei Ursegmenten der Hinterkopfanlage von Säugetieren (Schaf). Nach Rückbildung der Kiemenbogen reicht das

Endocöl von der Halsregion bis in die Schweifwurzel und scheidet sich durch den Verschluß des Nabels vom Exocöl, dessen Verhalten bei der Schilderung der Bildung der Embryonalanhänge beschrieben wurde.

Etwas später als die ersten Spuren des Exo- und Endocöls entsteht meist zur Zeit der Bildung des ersten Urwirbelpaares in der Parietalzone der Kopfanlage ebenfalls durch Mesenchymspaltung die hufeisenförmige Parietalhöhle (Fig. 83 A und B, 89). Ihre Bedeutung für die Bildung des Herzens und Herzbeutels kennen wir schon aus der Beschreibung auf S. 129 u. ff. Die Parietalhöhle ist seitlich durch eine Mesenchymbrücke (Fig. 89, 92—95) vom Exocöl getrennt, kommuniziert aber bei den Säugetieren durch zwei enge dorsale Gänge mit dem Endocöl.

Die komplizierte und bei den einzelnen Wirbeltierklassen etwas verschiedene Entwicklung des Zwerchfells ist ohne eine Reihe von Modellen nicht verständlich zu schildern. In den Grundzügen ist Folgendes von Bedeutung. Bei Säugetieren verbindet nach der Scheidung der Parietalhöhlenwand in Herz- und Herzbeutel jederseits ein schmaler, dorsal gelegener Gang, der Ductus pleuropericardiacus (πλευρά = Rippe, Pericardium = Herzbeutel), vorübergehend die Pericardialhöhle mit dem zur Bauchhöhle werdenden Endocöl. Die dauernde Scheidung in Herzbeutel-, Brust- und Bauchhöhle geschieht parallel der Entwicklung der in den Vorhofssinus des Herzens einmündenden Venen durch das ventral gelegene Septum transversum mit dem Mesocardium laterale (Fig. 274) und durch die dorsal gelegenen dorsalen Zwerchfellfalten, die Septa pleuroperitonaealia.

Das bindegewebige Septum transversum verbindet in querer Richtung die beiden Seitenwandungen des Rumpfes (Fig. 283), liegt zwischen den Venensinus und dem Magen und hängt mit dem ventralen Gekröse des Darmes zusammen. Durch das Einwachsen der Leberanlage vom ventralen Mesenterium aus wird das Septum transversum verdickt und zerfällt in zwei Teile. Der ventrale schließt die beiden wulstigen Leberlappen ein, der dorsale bildet als primäres Zwerchfell die Brücke für die zum Herzen verlaufenden Venen (Fig. 274). In die Ductus pleuropericardiaci, welche rechts und links von dem durch sein dorsales Gekröse an der Rumpfwand angehefteten Darmrohr in die Bauchhöhle führen, wachsen die aus der ventralen Darmwand hervorsprossenden Lungenanlagen ein. Nun müssen die Ductus pleuropericardiaci als Brust- oder Pleurahöhlen von dem ventral von ihnen gelegenen, das Herz umschließenden Raum oder der Herzbeutelhöhle unterschieden werden.

Der Abschluß der Herzbeutelhöhle gegen die dorsal von ihr gelegenen Pleurahöhlen vollzieht sich parallel einer Wanderung der Cuvierschen Gänge. Aus der Vereinigung der Jugular- und Kardinalvenen entstanden und beiderseits an der lateralen Rumpfwand ventral-

wärts zum Septum transversum verlaufend wölben sie das Brustfell als Mesocardium laterale gegen die Herzbeutelhöhle vor (Fig. 374). Diese Falten werden nun durch die zusammenrückenden Ductus Cuvieri immer mehr nach innen vorgeschoben. Dadurch wird die Öffnung zwischen der Herzbeutelhöhle und den beiden Brusthöhlen zuerst verengt und schließlich, wenn die freien Ränder der Falten die dorsalen Mediastinalblätter erreichen und mit ihnen verschmelzen, geschlossen. Dann sind die Pleurahöhlen von der Herzbeutelhöhle völlig getrennt (in Fig. 322 ist das Mesocardium laterale jederseits unter der Lungenanlage angeschnitten). Die aus den Cuvierschen Gängen entstandene obere Hohlvene liegt nun nicht mehr in der Seitenwand des Rumpfes, sondern im Mediastinum.

Erst nachdem die in die Pleurahöhlen eingewachsenen Lungenanlagen die kopfwärts gewendete Leberfläche erreicht haben, vollendet sich die Trennung der Pleurahöhlen von der Bauchhöhle durch die dorsalen Zwerchfellfalten. Sie springen von der seitlichen und dorsalen Rumpfwand vor und bilden mit dem ventralen Septum transversum verschmelzend das Zwerchfell.

Mangelhafte Vereinigung des dorsalen und ventralen Teils der Zwerchfellanlage führt zur Bildung einer angeborenen Zwerchfellspalte, durch welche Darmschlingen aus der Bauchhöhle in die Brusthöhle eindringen können (angeborene Zwerchfellshernie).

Mit dem weiteren Wachstum der Lungen und der kaudalen Verlagerung des Herzens und der Zwerchfellanlage werden die anfänglich engen Pleurahöhlen immer geräumiger. Dadurch, daß die Pleurahöhlen sich nun auch ventralwärts beträchtlich erweitern, drängen sie die Herzbeutelwand vom lateralen und sternalen Teile der Brustwand und ebenso von der Brustfläche des Zwerchfells in nur geringem (Raubtiere, Schweine) oder vollständigerem Grade (Equiden, Wiederkäuer, Mensch) ab. Schließlich bleibt der Herzbeutel mit dem Sternum nur noch entweder durch straffes Bindegewebe (Mensch) oder durch ein elastisches Band, das Ligamentum sternopericardiacum (Fleischfresser), verbunden.

Der anfänglich breite Zusammenhang zwischen dem Zwerchfell und der Zwerchfellfläche der Leber wird durch eine von allen Seiten vordrängende Bauchfellfalte bis auf das Ligamentum falciforme und das Ligamentum coronarium gelöst. Unterbleibt diese Abgrenzung, dann findet man, wie ich in einem sehr seltenen Falle sah, Lebersubstanzmassen zwischen den Muskelbündeln des Zwerchfells auch noch beim Erwachsenen.

Die Muskulatur des Zwerchfells breitet sich erst sekundär in der Zwerchfellanlage aus und entstammt einer bilateral symmetrischen durch den N. phrenicus versorgten Anlage, die nach oben in der Halsregion mit dem Blastem für die infrahyalen Muskeln zusammenhängt,

nach unten in die bindegewebige Anlage einwächst. Außerdem erhält die Zwerchfellanlage noch Muskeln von der Rumpfwand, welche von Intercostalnerven versorgt sind. Die einwachsende Muskelmasse spaltet die bindegewebige Zwerchfellanlage in eine obere Schichte, die Zwerchfellpleura, und in eine untere das Zwerchfellperitonaeum. Damit ist an Stelle des primären das sekundäre Zwerchfell getreten. Das Centrum tendineum des Säugetierzwerchfells soll durch teilweise Rückbildung des anfänglich ganz muskulösen Zwerchfells entstehen.

## III. Die Entwicklung des Skelets.

Man unterscheidet an dem Skelet der Wirbeltiere 1. das Achsen- oder Rumpf- mit dem Kopfskelet und 2. das Skelet der Gliedmaßen.

Die Entwicklung des Skelets der Säugetiere und des Menschen vollzieht sich durch eine Reihe von histologischen und morphologischen Umbildungen, welche nur im Hinblicke auf die sehr verschiedenen Leistungen der Wirbelsäule, des Schädels und der Extremitäten verständlich werden.

### 1. Die Entwicklung des Rumpfskelets.

Als axiale Stütze des Körpers durch die Bewegungsart des Tieres beim Wasser-, Land- oder Luftleben (Schwimmen, Kriechen, Laufen, Klettern, Fliegen) in sehr wechselnder Weise belastet und von der Rumpfmuskulatur beeinflußt gestaltet sich die Wirbelsäule nach Zahl und Form ihrer Wirbel sehr verschieden. Zwischen Neural- und Visceralrohr eingeschoben, entwickelt sie um die in diesen Röhren gelegenen Organe (Rückenmark, Aorta und Eingeweide), schützende Spangen- und Bogensysteme, die Neural-, Hämal- und Visceralbogen, welch letztere als Rippen in mehr oder minder großer Zahl und Entwicklung durch ein den Amphibien und Amnioten zukommendes Sternum verbunden sein können.

Die Entwicklung der Wirbelsäule zeigt zugleich die unverkennbare Tendenz des Fortschrittes von niederen und einfacheren zu komplizierteren Formen. Mit sehr zahlreichen, aber ziemlich gleichartigen Wirbeln ausgestattete Formen führen zu höheren mit reduzierter Wirbelzahl aber durch Anpassung an vielseitigere Leistungen vielseitiger ausgebildeten Wirbeln hinüber. Der dabei ontogenetisch durchlaufene Weg entspricht im allgemeinen der in der Stammesgeschichte durchlaufenen Bahn. So sehen wir zunächst nur die den ganzen Körper vom Vorder- bis zum Hinterende durchziehende Chorda dorsalis mit dem aus den Ursegmenten gelieferten, bei Amphioxus noch sehr spärlichen Mesenchym das biegsame und nur durch die Myosepten in physiologische

Beziehung zu den Myotomen gebrachte Achsenskelet bilden. An Stelle dieses für Amphioxus definitiven Mesenchym-Chordaskeletes tritt bei den Kranioten neben einer ausgesprocheneren Reduktion der Chorda eine wachsende Zunahme von Mesenchym. Es dient zur Umhüllung der Chorda, des Rückenmarkes und der Leibeshöhle und in Knorpel und Knochen umgewandelt zur Ausbildung einer knorpeligen oder knöchernen Wirbelsäule.

Eine Schilderung der Entwicklung der Kraniotenwirbelsäule hat demnach sowohl deren Mesenchym-Chordaskelet (früher als „häutig" bezeichnet), als auch die Knorpel- und Knochenwirbelsäule zu berücksichtigen.

### Mesenchym-Chordaskelet.

Für die Rundmäuler, Schmelzschupper, Haie und die Jugendformen der Knochenfische und Amphibien reicht eine Mesenchym-Chorda- oder eine Knorpelwirbelsäule aus. Aus der epithelialen Chordaanlage entsteht bei ihnen ein drehrunder Achsenstab von beträchtlicher Dicke. Die innere geschichtete und die äußere fibrilläre Chordascheide werden von außen her von einer verdichteten Mesenchymscheide, der perichordalen Mesenchym- oder der skeletoblastischen Schicht mantelartig umhüllt. Das die blasigen Chordazellen umhüllende sogenannte „Chordaepithel" ist kein echtes Epithel, sondern soll aus Mesenchymzellen bestehen, die durch Lücken der Chordascheide eingewandert sind und später den Chordaknorpel liefern, während sich die Chordazellen bei Säugetieren und dem Menschen nur teilweise im Nucleus pulposus erhalten (Fig. 320).

Mit der skeletoblastischen Schicht hängt das übrige noch kontinuierliche axiale Mesenchym und die Myosepten zusammen. Es erhält durch die Myosepten sowie durch die Anordnung der Spinalnerven und Intersegmentalgefäße metameren Bau. In diesem Mesenchym-Chordaskelet treten dann dorsale knorpelige Neural- und ventrale Visceralbogen als Stütz- und Schutzorgane sowie als Vorläufer einer knöchernen Wirbelsäule auf.

Je vollkommener sich das Knorpel- oder Knochenskelet entwickelt, um so mehr verfällt die Chorda der Rückbildung, und um so unscheinbarere Reste derselben bleiben im Knorpel- oder Knochenskelet bestehen.

Wenden wir uns nach diesem allgemeinen Überblick zur Entwicklung der Amniotenwirbelsäule, speziell zu der der Säugetiere und des Menschen.

Bei beiden überwiegen die zellenreichen Sklerotome (*σκληρός* = hart, *τομός* = Abschnitt) sehr bald an Masse weit über den chordalen Teil des Mesenchym-Chordaskelets. In den Sklerotomen auftretende metamer angeordnete und bilateral symmetrische Spalten

führen zu einer Neugliederung des Mesenchym-Chordaskelets. Die Fig. 316 zeigt diese namentlich bei den Vögeln sehr deutlichen Intervertebralspalten. Sie treten in der Mitte eines Sklerotoms auf und teilen dieses, bis an die fibrilläre Chordascheide und an das Medullarrohr heranreichend, in eine lockere kraniale und eine dichtere kaudale Hälfte. In der kranialen Hälfte liegen die Anlagen der Spinalganglien.

Die Intervertebralspalten markieren die Grenzen der bleibenden Wirbelkörper. Jeder Wirbelkörper entsteht

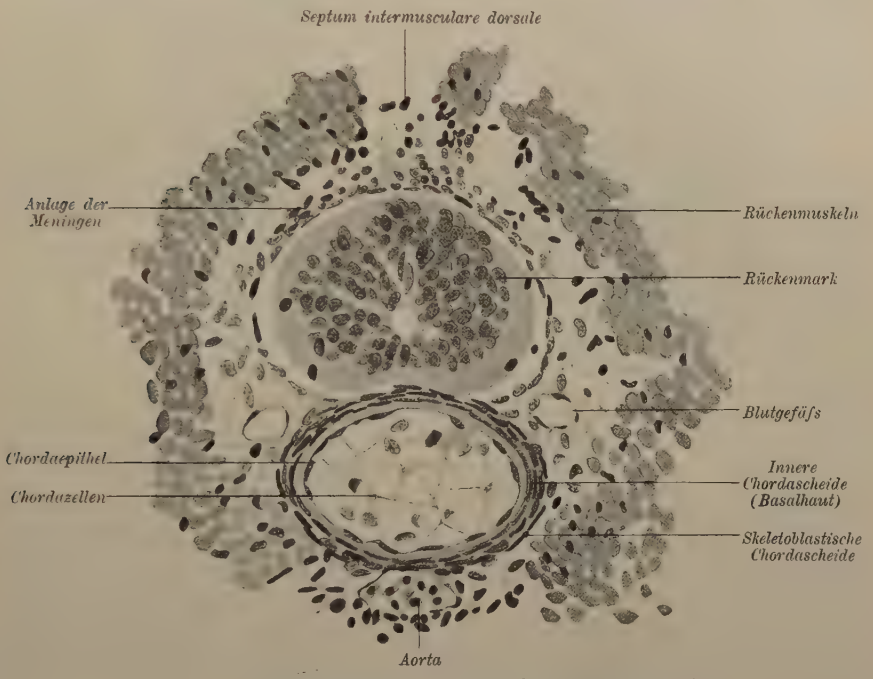



**Fig. 315. Querschnitt durch Chorda, Chordascheiden skeletoblastischer Schicht einer Larve vom Feuersalamander. Vergr. etwa 200 : 1.**

als Doppelbildung aus dem kaudalen Teil eines Sklerotoms und dem kranialen des nächstfolgenden (Fig. 317). Er nimmt also zu den Myotomen eine alternierende Stellung ein. Dadurch gewinnen die Myotome an zwei Wirbeln Ansatz und Wirkung.

Nach Vereinigung beider Wirbelhälften verschwinden die Intervertebralspalten durch wucherndes Gewebe, aus welchem sich (Fig. 319 und 321) die Intervertebralscheiben bilden. Der zwischen zwei Intervertebralscheiben gelegene primäre Wirbelkörper wird dann von bindegewebigen primitiven Bogenanlagen oder den primitiven Wirbelringen umfaßt. Sie entstehen als bilaterale Gewebsverdichtungen in den Myosepten und bilden eine dorsale und eine

ventrale Spange. Da die ursprüngliche Kaudalportion eines Sklerotoms mit dem Myoseptum zur Kopfportion des primären Wirbels wird, so wird auch der primitive Wirbelring dessen Vorderhälfte zugeteilt. Der durch die Vereinigung der beiden dorsalen Spangen entstandene dorsale Bogen des Wirbelringes wird zum Neuralbogen. Die beiden ventralen, von rechts und links her die ven-

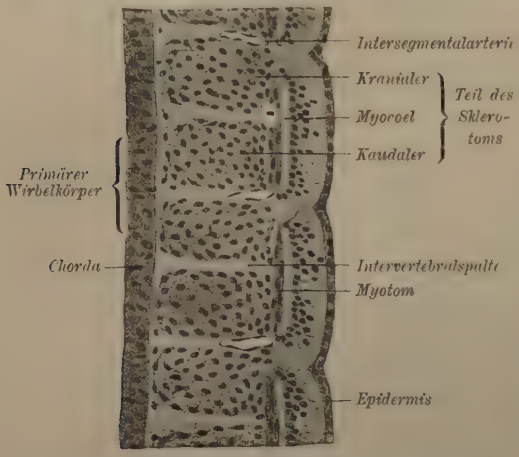



Fig. 316. Medianschnitt durch die bindegewebige Wirbelsäulenanlage eines Albatrosembryos von 0,5 cm. Nach Schauinsland. Vergr. etwa 112:1.

Fig. 317. Längsschnitt durch die bindegewebige Wirbelsäulenanlage eines menschlichen Embryos von 5 mm. Nach Bardeen. Vergr. etwa 48:1.

trale Fläche des primitiven Wirbelkörpers umfassenden und sich ringförmig schließenden Spangen verwachsen mit dem primitiven Wirbelkörper und bilden nun die Seitenteile des sekundären Wirbelkörpers.

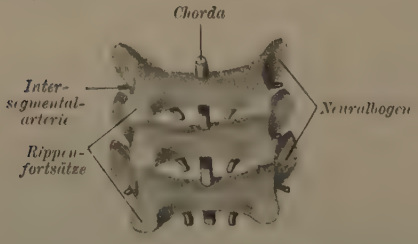



Fig. 318. Modell der Anlage der bindegewebigen Neuralbogen und der Rippenfortsätze von einem menschlichen Embryo von 7 mm. Ventralansicht. Nach Bardeen. Vergr. 33:1.

Der bindegewebige primäre Wirbel besteht also aus den vereinigten, zwischen zwei Intervertebralspalten gelegenen metameren Hälften zweier Sklerotome und dem primitiven Wirbelring, der die vordere Hälfte des primären Wirbelkörpers ventral als hypochordale Spange umfaßt, dorsal dagegen den bindegewebigen Neuralbogen bildet.

Der sekundäre Wirbel kennzeichnet sich durch Verschmelzung der hypochordalen Spange mit dem primären Wirbelkörper, die Bildung der Querfortsätze und der Rippen aus den lateralen Teilen der Bogenanlagen sowie durch die aus den dorsalen Spangen entstandenen Neuralbogen (Fig. 318).

Sämtliche Wirbelkörper sind an der Chorda aufgereiht wie Perlen an einer Schnur.

Die sekundäre Wirbelsäule besteht nicht mehr aus Mesenchym, sondern aus dicht gelagerten und stark färbbaren, in einer homogenen Grundsubstanz gelegenen Zellen ohne Knorpelkapseln. In diesem Gewebe, dem sogenannten Vorknorpel, beginnt nun (bei Menschenembryonen von 15 mm), unter Vergrößerung der Wirbel, die Verknorpelung.

### Das knorpelige Achsenskelet.

Bei der Verknorpelung scheiden die Vorknorpelzellen knorpelige Grundsubstanz in Gestalt der Knorpelkapseln aus, nehmen die Formen der Knorpelzellen an und rücken parallel der Dickenzunahme der Knorpelkapseln immer weiter auseinander.

Die Verknorpelung des Wirbelkörpers setzt beim Menschen anfangs des zweiten Monats mit der Anlage zweier rechts und links von der Chorda gelegener und bald sich vereinigenden Knorpelherde ein.

Der Bogen verknorpelt unabhängig vom Wirbelkörper, während die primitive Rippenanlage noch bindegewebig bleibt.

Die verknorpelten Wirbelbogen verschmelzen mit dem Wirbelkörper und bilden die Seitenteile des nunmehr einheitlichen, aber dorsal noch offenen Knorpelwirbels (Fig. 322). Die nicht verknorpelten Teile der Wirbelsäulenanlage werden zu Bändern der Wirbelsäule (Lig. longit. ventrale und dorsale, Fig. 320), Ligamenta flava) und zur Membrana reuniens dorsalis.

Die Ausbildung des definitiven Zustandes kennzeichnet sich durch Rückbildungserscheinungen an der Chorda. Sie zeigt zuerst im Gebiete der späteren Ligamenta intervertebralia Einschnürungen, mit denen in regelmäßiger Folge Anschwellungen in der Mitte der Wirbelkörper abwechseln (siehe Fig. 320). Bei der später auftretenden Verknöcherung des Wirbelkörpers schwindet die in seiner Mitte gelegene Chordamasse samt Scheide, während die zwischen je zwei Wirbelkörpern gelegenen Chordaauftreibungen mit dem perichordalen Gewebe zuerst wuchern (Fig. 320) und dann zerfallend mit degenerierenden Teilen des umliegenden Bindegewebes, die Gallertkerne oder Nuclei pulposi der Intervertebralscheiben (Fig. 324 und 328) bilden.

Am Zahnfortsatz des Epistropheus des Menschen besteht zeitlebens eine rückgebildete Chordastrecke als Ligamentum apicis dentis. Ebenso erhalten sich auch am Steißbeine Chordareste.

Der junge Knorpelwirbel ist anfangs nur im Bereiche seines Körpers durch die an dessen Kopfende sich bildende Zwischenwirbelscheibe mit dem kranial von ihm gebildeten Nachbarwirbel

verbunden. An den Stellen, wo die primitive Rippenanlage sich zu einer gelenkig mit der Wirbelsäule verbundenen Rippe umbildet, wird der Rand dieser Bandscheibe zum Ligamentum interarticulare des Rippenköpfchens.

Der kaudale Rand des dorsalen Bogenstückes verdickt sich zur

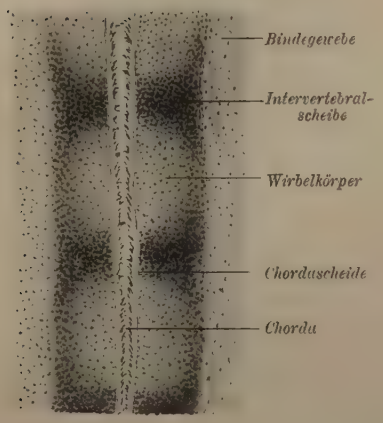



Fig. 319. Medianschnitt durch die verknorpelnde Wirbelsäule eines Schweineembryos von 1,1 cm Länge. Vergr. 120 : 1.

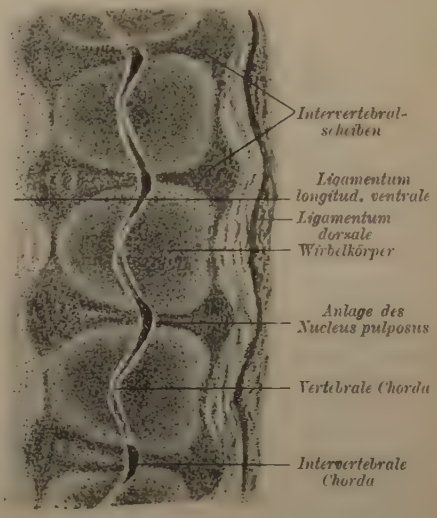



Fig. 320. Medianschnitt durch die knorpelige Wirbelsäule eines Schweineembryos von 2,6 cm. Vergr. etwa 50 : 1.

Bildung der Gelenkfortsätze und verbindet sich dnrch Bandmasse oder gelenkig mit den Nachbarwirbeln. Die Gelenkfortsätze bilden längere Zeit das dorsale Ende des unvollständigen Neuralbogens. Dieser wird dann durch die als Fortsetzung seines Perichondriums zu

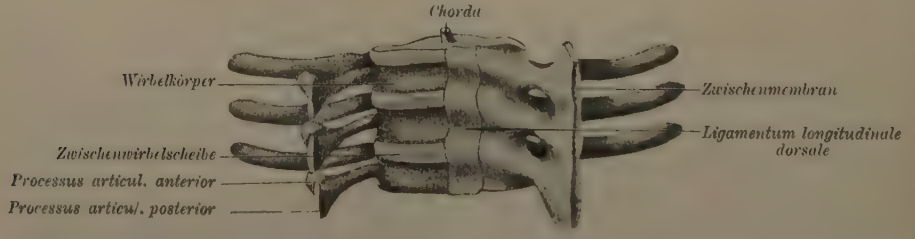



Fig. 321. Modell der Knorpelwirbelsäule eines menschlichen Embryos von 14 mm. Dorsalansicht nach Abtrennung der Membrana reuniens dorsalis. Nach Bardeen. Vergr. etwa 20 : 1.

betrachtende Membrana reuniens superior (Fig. 322) dorsal abgeschlossen. Die Rückenmuskulatur liegt größtenteils rechts und links vom offenen Wirbelbogen. Dieses Verhalten bleibt bei der als Hemmungsbildung mitunter auftretenden Spina bifida oder der dorsalen Wirbelspalte bestehen, während normalerweise sich die

Bogenschenkel allmählich über dem Medullarrohr bei viermonatigen menschlichen Embryonen zur paarigen Anlage des Dornfortsatzes ringförmig schließen.

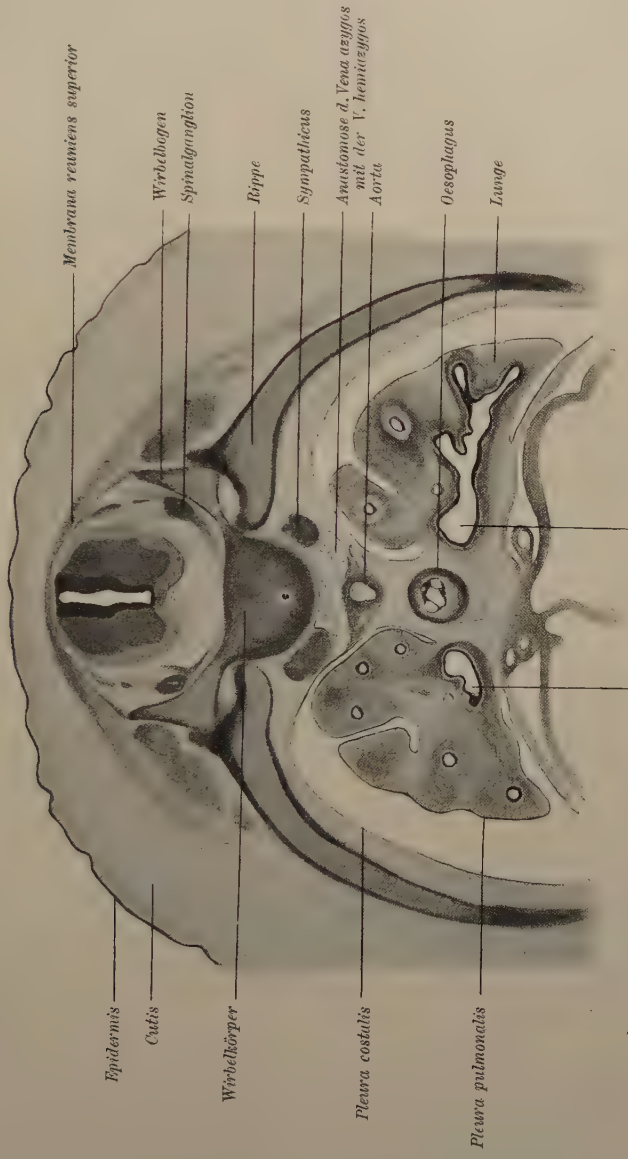



Fig. 322. Querschnitt durch die Brustregion des menschlichen Embryos von 1,9 cm (Fig. 126). Vergr. etwa 12:1.

Die Anlagen der beiden ersten Halswirbel unterscheiden sich, abgesehen von einem stärkeren Breitenwachstum des ersten gegenüber einem stärkeren Längenwachstum des zweiten, in keiner Weise von denen anderer Wirbel. Der erste Halswirbel wird zu einem

Drehwirbel. Seine hypochordale Spange verknorpelt und umfaßt zusammen mit dem dorsalen Bogenstück den Atlaskörper und das Rückenmark ringförmig, ohne aber mit dem Atlaskörper zu verschmelzen. So wird die hypochordale Spange des ersten Halswirbels zum ventralen Bogen des Atlas. Die hypochordale Spange des zweiten Halswirbels schwindet frühzeitig. Der Körper des ersten

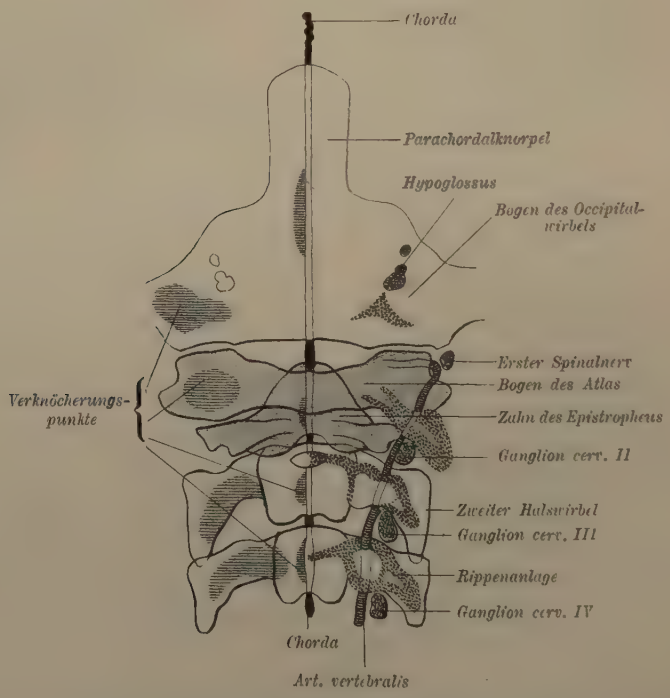



Fig. 323. Frontalprojektion aus der Schnittserie eines Rindsembryos von 22,5 mm. Vergr. etwa 15:1. Nach Froriep. Ventralansicht. Linkerseits sind die Rippenanlagen und Spangenreste weggelassen und durch horizontale Striche die Verknöcherungszonen eingetragen. Rechterseits sind die Rippenbogen punktiert und ist die Lage der Nerven und der Arteria vertebralis eingezeichnet. Die Anlage des ersten Halswirbels (Atlas und Epistropheus) ist dunkel gehalten.

Halswirbels ist anfänglich nur durch eine Bandscheibe mit dem Körper des zweiten Halswirbels verbunden, verschmilzt aber mit ihm und bildet so den Zahn des Epistropheus. Das ganze zwischen Atlas und Epistropheus gelegene Gelenk ist somit innerhalb der ersten Halswirbelanlage entstanden.

Die den „Zahn“ des Epistropheus durchsetzende Chorda wird nebst umgebenden Bindegewebsteilen zum Ligamentum suspen-

sorium dentis, die übrigen Hilfsbänder sind Reste der bindegewebigen Wirbelsäule.

Auch die fünf Kreuzbeinwirbel des Menschen legen sich getrennt an, bilden aber durch ihre gabelig geteilten (Pferd) oder ganz kurzen (Schwein) oder teilweise offenbleibenden Dornfortsätze (Mensch) schon den Übergang zu den noch mehr rudimentären Schweifwirbeln, deren Neuralbogen der Mehrzahl nach offen bleiben. Die Zahl der Schweifwirbel wechselt außerordentlich. Beim Menschen werden sechs Wirbel als Grundlage des späteren Steißbeines angelegt. Die letzten zwei bis drei Schweifwirbel bilden vielfach ein bei manchen Säugetieren (Hund, Pferd, Schwein, mitunter auch Mensch) einheitliches, von der Chorda durchzogenes, an die Verhältnisse der Schweifwirbelsäule bei den Vögeln erinnerndes knorpeliges Urostyl und beweisen, daß die Schweifwirbelsäule einer in kaudokranialer Richtung fortschreitenden Rückbildung unterliegt.

Zum Achsenskelet gehören auch noch die der lateralen und ventralen Rumpfwand als Stütze dienenden visceralen Bogen, die Rippen und das Brustbein.

Die Rippen der Amnioten entstehen aus ventralen Wirbelbogen in den Kreuzungslinien der tranversalen Myosepten mit den beiden longitudinalen lateralen Septen, welche die dorsale und ventrale Rumpfmuskulatur scheiden. Sie sind also ebenso wie die Hämalbogen (αἷμα = Blut, so genannt, weil sie die Aorta umscheiden) segmental in die Leibeswand auswachsende paarige Bogen der kaudalen Hälfte eines primitiven Wirbels. Sie dienen den ventralen Teilen der Myotome, der späteren Intercostalmuskulatur zum Ansatze. Die mesenchymatösen primären Rippen verknorpeln in dorsoventraler Richtung. Knorpelwirbel und Knorpelrippe bilden vorübergehend ein Ganzes (Fig. 318 und 321). Erst später bilden sich die Rippengelenke (Fig. 322).

Prinzipiell gehört, wie der Befund an niederen Wirbeltieren zeigt, zu jedem Wirbel vom Altas bis zum Kreuzbein eine paarige Rippenanlage, die sich aber bei den höheren Tieren, wenn auch in frühen Entwicklungsstadien stets vorhanden, doch sehr ungleich ausbildet. Dadurch kommt es im wesentlichen zur Sonderung der einzelnen Regionen der Wirbelsäule.

Die an den Halswirbeln angelegten Rippenrudimente verbinden sich durch ihre medialen Enden mit dem Wirbelkörper; mit ihren lateralen Teilen legen sie sich den Querfortsätzen des Wirbelbogens an (s. Fig. 323). So entsteht zwischen beiden das von der Vertebralarterie und -vene passierte Querfortsatzloch oder Foramen transversarium. Auch an den Lenden- und an den ersten drei bis vier Kreuzbeinwirbeln finden sich die Anlagen von Rippenrudimenten, die später mit den Querfortsätzen verschmelzen.

Wechselnde Ausbildung und Abgliederung einer oder mehrerer unterer Halsrippen oder einer oder mehrerer Lendenrippen kann die für einen Organismus als typisch betrachtete Zahl freier Rippen nicht unbeträchtlich vermehren. Auch Verminderung der typischen Rippenzahl wird mitunter beobachtet.

Bei den Menschen und bei den Säugetieren werden in der Regel nur die im Bereiche der Brustwirbelsäule befindlichen Rippen vollkommen ausgebildet und mit Ausnahme der letzten zur Bildung des Brustbeins herangezogen. Die ventralen Enden der wahren Knorpelrippen vereinigen sich, nachdem sie bis in die Nähe der ventralen Medianlinie vorgewachsen sind, jederseits zu einer Knorpelleiste, der Brustbein- oder Sternalleiste (menschliche Embryonen von 3 cm, Fig. 324).

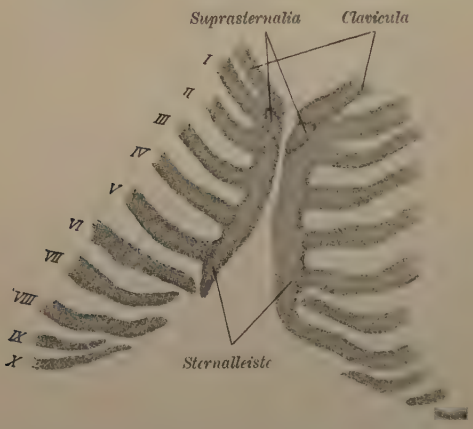



Fig. 324. Knorpelige bilaterale Anlage des Sternums eines menschlichen Embryos von etwa 3 cm. Nach C. Ruge. Vergr. etwa 25 : 1.

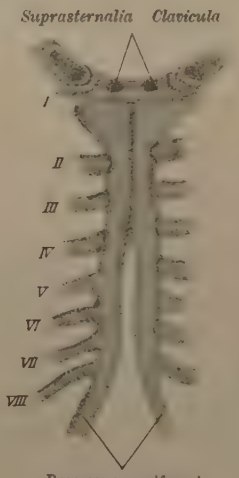



Fig. 325. Frontalschnitt durch das Knorpelsternum eines menschlichen Embryos von 2,5 cm. Nach C. Ruge. Vergr. etwa 12 : 1.

Die beiderseitigen Leisten nähern sich bis zur Berührung in kraniokaudaler Richtung allmählich und vereinigen sich zu einem unpaaren, durch eine Naht verbundenen Streifen, dem Knorpelsternum. Die kaudalen Enden der beiden Sternalleisten, welche zu den ersten falschen Rippen in Beziehung stehen, bilden den Processus ensiformis. Das einheitliche Knorpelsternum zeigt später durch quere Trennungslinien Andeutungen an einen Zerfall in metamere Stücke. Bei Sauropsiden vereinigt außerdem ein „Bauchsternum“ eine wechselnde Anzahl von Bauchrippen.

Über dem Manubrium sterni der Tiere vorkommende kleine, später verknöchernde Knorpelstücke gehören als Suprasternalia wahrscheinlich zu einer unteren Halsrippe. Sie verschmelzen später unter sich und mit dem Manubrium. Eine weitere am Sternalteil des Sternocostalgelenkes bei menschlichen Embryonen von ca. 1 cm Länge entwickelte Knorpelplatte wird als dem Episternum der Säuger gleichwertig betrachtet.

Die Entstehung des Brustbeines erklärt die als „Brust- oder Brustbeinspalten“ bekannten Hemmungsbildungen, die entweder durch mangelhafte Entwicklung der Rippen oder durch mangelhafte Vereinigung der Sternalleisten bedingt sind, und bei welchem nur die Haut und zwischen den beiderseitigen Rippenenden oder Sternalleisten gelegenes Bindegewebe den Verschluß der Brustwand vermitteln. Durch die Nachgiebigkeit dieses Verschlusses kann es zum Vorfall des Herzens, zur Ectopia cordis kommen. Ein im Processus ensiformis gelegenes Loch oder die gabelig geteilten Enden des Schwertfortsatzes deuten ebenfalls auf die paarige Entstehung des Brustbeines hin.

Gabelung des Sternalendes der Rippen, Verwachsungen zweier oder mehrerer hintereinander gelegener Rippen, Verdoppelung und mangelhafte Anlage derselben sind keineswegs seltene Mißbildungen.

## Das knöcherne Achsenskelet.

Die Verknöcherung des knorpeligen Achsenskeletes vollzieht sich durch enchondrale (ἐν = innen, χόνδρος = Knorpel) Ossifikation in Form von Knochenkernen oder Ossifikationspunkten im Knorpel. Nach Zahl und Ort ihres Auftretens herrscht für die einzelnen Knochen große Gesetzmäßigkeit. Unter steter Vergrößerung und schließlicher Verschmelzung der Knochenkerne verknöchert das provisorische Knorpelmodell nahezu völlig. Ihren Abschluß erreicht die Verknöcherung des Knorpelskeletes meist erst beträchtliche Zeit nach der Geburt.

Bezüglich der bei der Verknöcherung sich abspielenden feineren Vorgänge verweise ich auf die Lehrbücher der Histologie. Ich erwähne, der Vollständigkeit halber nur, daß sich die Ossifikation unter Teilung der Knorpelzellen, Verkalkung der Grundsubstanz, Einwucherung von Blutgefäßen, Auflösung der Knorpelsubstanz und Bildung einer Markhöhle und des Knochenmarkes unter reger Beteiligung der als Osteoblasten bezeichneten Zellen im Knorpel vollzieht.

Die Wirbel verknöchern beim Menschen am Ende des zweiten Embryonalmonats von je einem Knochenkern in der Basis der beiden Neuralbogenhälften und einem in der Mitte des Wirbelkörpers dorsal von der Chorda dorsalis (Fig. 326 und 327) aus. Noch nach seiner Verknöcherung im vierten oder fünften Monat aber läßt sich der Knochenwirbel leicht in drei Stücke zerlegen, in den des Körpers und die beiden Bogenstücke. Bogen und Körper sind da noch durch dünne Knorpelplatten miteinander verbunden. Ebenso ist der aus einer Verlängerung der Neuralbogenschenkel entstandene Dornfortsatz noch knorpelig. Dazu kommen noch die aus Nebenknochenkernen entstehenden „Epiphysenplatten“ (ἐπί = auf, φύω = entstehen lassen, bilden) an den Endflächen der Wirbelkörper und akzessorische Ossifikationen an den Dorn- und Querfortsätzen und an den Gelenkfortsätzen. Alle diese akzessorischen Kerne erscheinen erst im 8.—15. Jahre nach der Geburt und verschmelzen erst nach Beendigung des Wachstums im 25. Jahre mit dem Knochenwirbel.

Der Atlas verknöchert von drei Ossifikationszentren aus. Im Bogen entstehen zwei solche gleichzeitig mit denen der anderen Wirbel, während der dritte in dem Arcus anterior erst im dritten Jahre auftritt.

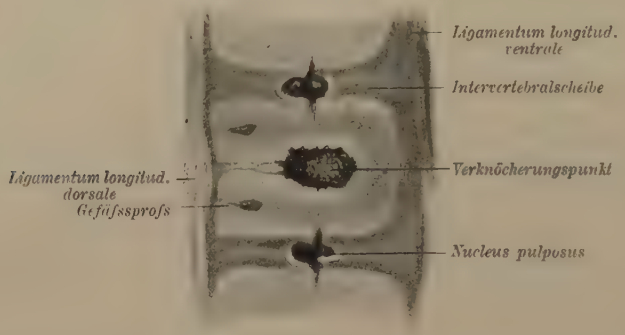



Fig. 326. Längsschnitt durch die ossifizierende Wirbelsäule eines menschlichen Embryos von Anfang des vierten Monats. Vergr. 50 : 1.

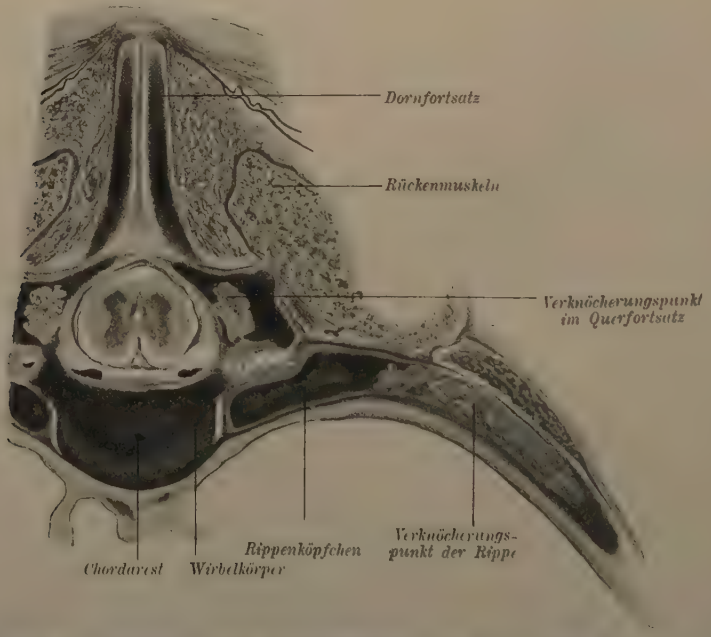



Fig. 327. Schnitt durch die Brustregion eines Schweineembryos von 6 cm. Vergr. etwa 15 : 1. Die knorpeligen Skeletteile sind dunkel gehalten, in Rippe und Querfortsätzen helle Verknöcherungspunkte.

Auch im Processus spinosus des Atlas kann ein eigener Knochenkern entstehen. Im dritten Jahre vereinigen sich die knöchernen Bogen, verschmelzen aber mit dem vorderen Knochenstück erst im 5.—9. Jahre.

Zu den drei in allen Wirbeln wiederkehrenden Knochenkernen gesellt sich im Zahne des Epistropheus noch ein vierter, der dem

Atlaskörper entspricht. Im vierten und fünften Monate des Embryonallebens entstanden, verschmilzt der Knochenkern im Zahne mit dem im Körper des Epistropheus gebildeten erst im 4.—6. Jahre. Der Wirbelkörper erhält nur am Kaudalende einen Epyphysenkern. Der am Knorpelende des Zahnes auftretende Epiphysenkern verschmilzt gewöhnlich im zwölften Jahre mit dem knöchernen Zahne.

Die Verschmelzung der anfänglich durch dünne Zwischenwirbelscheiben getrennten Kreuzbeinwirbel beginnt nach dem 17. Jahre in kaudokranialer Richtung. Die Synostose der beiden ersten Kreuzbeinwirbel ist gewöhnlich erst nach 25 Jahren vollendet. Ehe dies geschieht, bilden sich auch an den Kreuzbeinwirbeln knöcherne Epi-

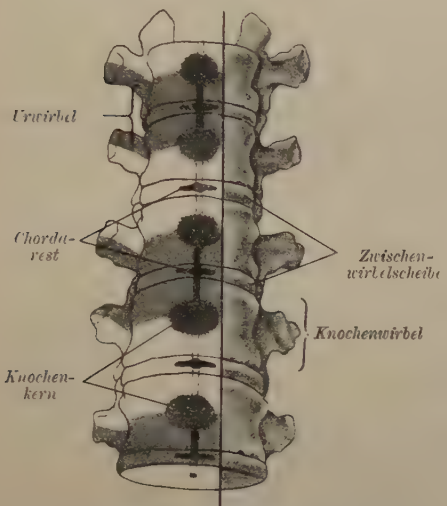



Fig. 328. Schema der Neugliederung und Verknöcherung der menschl. Brustwirbelsäule. Die punktierte Linie bezeichnet die rückgebildeten Chordastrecken in den Knochenwirbeln.

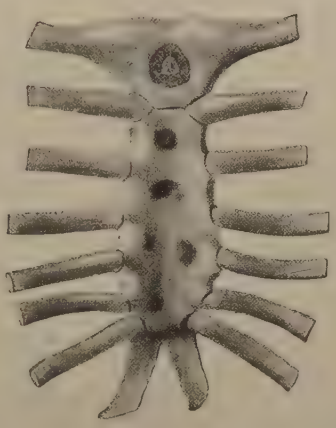


Fig. 329. Verknöcherungspunkte in dem Knorpelsternum eines Neugeborenen. Natürliche Größe.

physen, zu denen noch im 18.—20. Jahre je zwei seitliche Platten, eine kraniale der Facies auricularis und eine kaudale neben den zwei letzten Wirbeln, kommen. Sie verschmelzen im 25. Jahre mit dem Hauptknochen.

In den Steißbeinwirbeln tritt je ein Knochenkern auf. Im ersten Steißbeinwirbel entsteht dieser noch vor der Geburt, im vierten aber erst nach der Pubertät. Die Synostose der drei letzten Steißbeinwirbel unter sich und die Synostose des Steißbeins mit dem Kreuzbein tritt erst zwischen 30 und 40 Jahren beziehungsweise noch später ein.

Verminderung der Wirbelzahl durch Verschmelzung oder Ausfall von Wirbelanlagen, Vermehrung der typischen Wirbelzahl und allerlei sonstige Mißbildungen sind nicht allzuselten.

Die charakteristischen Krümmungen der menschlichen Wirbelsäule sind bei dem Neugeborenen nur andeutungsweise vorhanden.

Die Rippen verknöchern schon am Ende des zweiten Monats von einem im Rippenkörper gelegenen Ossifikationspunkte aus. Ein Teil ihrer knorpeligen Anlage bleibt als Rippenknorpel bestehen. Später im 8.—14. Jahre tritt noch je ein akzessorischer Knochenkern im Köpfchen und im Rippenhöcker auf.

Das Brustbein verknöchert vom sechsten Monate ab, aber nicht in seiner ganzen knorpeligen Anlage, von der sich der Processus xiphoideus bis ins höhere Alter, die Brustbeinfugen aber nur vorübergehend erhalten.

Meist erscheint beim Menschen im sechsten Fetalmonate ein Knochenkern im Manubrium. Eine Zahl paariger, an die Entstehung des Brustbeins aus metameren Anlagen erinnernder, in Querreihen gestellter Ossifikationspunkte bilden sich im Körper, ein weiterer Verknöcherungspunkt im Processus ensiformis. Sie verschmelzen dann zu den drei bekannten Stücken des fertigen Knochens. Übrigens zeigt die Verknöcherung des Brustbeins nach Zahl, Anordnung und Auftreten der Knochenpunkte beträchtliche Schwankungen.

## 2. Die Entwicklung des Kopfskeletes.

Der Eingang in den Ernährungs- und Respirationsapparat, die Anhäufung der Sinnesorgane und die dadurch bedingte stärkere Ent-

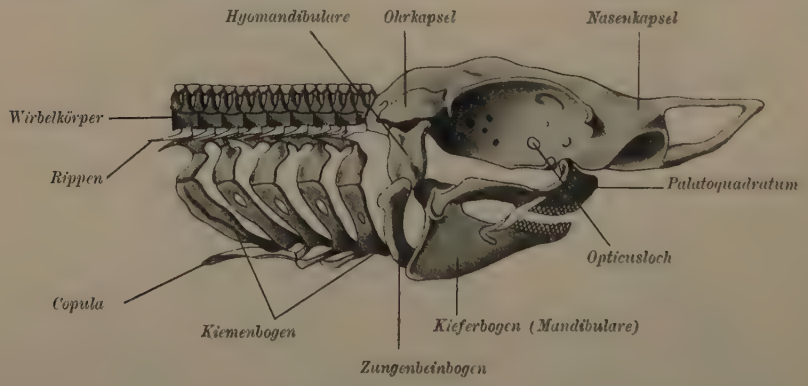



Fig. 330. Knorpeliger Kopf und Wirbelsäule eines Haies (Mustelus vulgaris). Nach R. Hertwig.

wicklung des Neuralrohrs zum Gehirne veranlassen die Umbildung des vorderen Körperendes zum Kopfe. Bei schwimmenden Tieren zu einem spitzen oder flachen Wasserbrecher, bei grabenden zu einem Kegel geformt, wird er nicht minder durch die beim Fluge oder beim aufrechten Gange notwendige Gewichtsverteilung in seiner Form in hohem Grade beeinflußt. Die Ausstattung mit Waffen (Zähnen, Hörnern, Geweihen) macht ihn zu einem besonderen Schutz- und Trutzorgan.

Das alles führt neben den wechselnden Leistungen des Kieferapparates bei sehr verschiedenen Arten der Ernährung zu einer sehr wechselnden Ausgestaltung des Kopfes. Aber trotz des an manchen seiner Organe eintretenden Funktionswechsels bleiben seine Skeletteile und das sie aufbauende Material morphologisch bei den verschiedenen Tieren stets vergleichbar.

Wie die Wirbelsäule, so durchläuft auch der Kopf einen bindegewebigen und knorpeligen Zustand, ehe er verknöchert.

Goethe kam bei der Betrachtung eines zerbrochenen Wiederkäuerschädels auf den Gedanken, daß der Knochenschädel wie das Rückgrat aus Wirbeln zusammengesetzt sei. Diese Theorie wurde in der Folge noch weiter ausgebaut und eine wechselnde Anzahl von Schädelwirbeln konstruiert. Der Naturphilosoph Oken ließ nicht nur das ganze Rückgrat mit dem Schädel aus lauter Wirbeln bestehen, sondern verstieg sich sogar zu dem Ausspruche: „Der ganze Mensch ist ein Wirbelbein." Das Problem der Wirbeltheorie des Schädels hat sich aber als viel verwickelter entpuppt, als es anfänglich schien; die erwähnte Auffassung ist längst verlassen, denn die nachträgliche Verknöcherung verwischt die Spuren einer ursprünglichen Metamerie der Schädelanlage vollkommen.

Bei Amphioxus setzt sich überhaupt noch kein Kopf vom Rumpfe ab. Rundmäuler und Knorpelfische besitzen schon sehr komplizierte Knorpelcranien. Bei den übrigen Wirbeltieren wird das Knorpelcranium durch die noch hinzukommenden knöchernen Bestandteile mehr oder minder verdrängt.

### Der Mesenchym-Chorda-Schädel,

wie er in Fig. 109 abgebildet ist, besteht

1. aus der Chorda, und
2. aus dem Kopfmesenchym.

Er wird vom Epidermisblatt überzogen und vom Enteroderm des Kopfdarms ausgekleidet (Fig. 223).

Die Chorda und ihre Ergänzungsplatte durchzieht anfänglich fast die ganze Schädelanlage und reicht bis nahe an die vor den Kopfplatten gelegene Parietalzone des Kopfes. Es muß also schon in frühester Entwicklungszeit des Schädels ein größerer kaudalwärts gelegener chordaler und ein bedeutend kleinerer, später aber an Größe zunehmender prächordaler Schädelabschnitt unterschieden werden (Fig. 107).

Mit zunehmender Größe der Hirnanlage kompliziert sich die anfänglich einfache Gestalt des Hirnschädels. Das Mesenchym umwächst die Hirn- und die inzwischen entstandenen primitiven Augen- und Gehörbläschen, während es gleichzeitig ventral die Chorda und die Aorten umscheidet und in die Umgebung des Mundes und in die Visceralbogen vordringt.

In dem Hinterkopfgebiete besteht bei allen darauf untersuchten Säugetieren und beim Menschen eine Gliederung in drei Urwirbel, deren vorderster aber das Gehörbläschen in nasaler Richtung niemals überschreitet.

Es ist wichtig, daß auch im Bereiche des segmentierten Hinterkopfes eine Cölombildung eintritt, die sich in dem dicht hinter dem Ohrbläschen gelegenen vordersten Kopfsegmente in rudimentärer Weise ausbildet (Kephalocöl). Man kann demnach jetzt einen segmentierten Hinterkopf und einen unsegmentierten Vorderkopf an der Schädelanlage unterscheiden, deren beiderseitige Grenze das dem Vorderkopfe zugehörige Ohrbläschen bezeichnet. Der Begriff chordaler Schädelabschnitt und segmentierter Hinterkopf decken sich

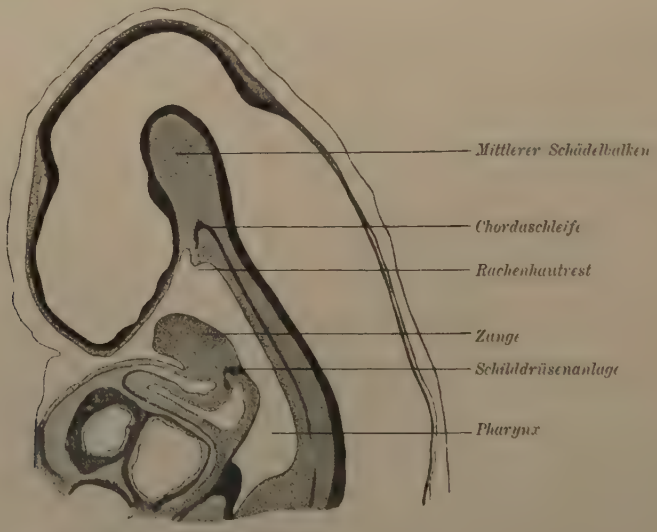



Fig. 331. Medianschnitt durch den Kopf eines Hundeembryos von 25 Tagen.

jedoch nicht, denn die Chorda reicht nasalwärts anfänglich über das Gebiet des segmentierten Hinterkopfes hinaus und in den unsegmentierten Vorderkopf hinein. Letzterer besteht somit wieder aus einem chordahaltigen und einem chordalosen Gebiete (chordaler und prächordaler Vorderkopf).

Das Mesenchym des segmentierten Hinterkopfes wird durch die Sklerotome der drei Hinterhauptsomiten, das anfänglich sehr spärliche Mesenchym für den Vorderkopf wird von der Ergänzungsplatte (Fig. 76 $S_2$ und 89 $S_1$) und zum Teil auch aus der Wand der „Kopfhöhlen“ geliefert (Schaf, Hund). Die Zellen beider Mesenchymquellen mischen sich später zu einer einheitlichen Masse.

Noch ehe sich der anfangs ganz unbedeutende prächordale Vorderkopf wesentlich vergrößert und sich unter gleichzeitiger Verbreiterung des lateral von den Kopfplatten gelegenen Teiles seiner Parietalzone an der Bildung des Gesichtes beteiligt, hat sich die Kopf- oder Scheitelbeuge ausgebildet und zur bogenförmigen Knickung der Hirnanlage und des vorderen Chordaendes geführt (Fig. 331). Der prächordale Vorderkopf vergrößert sich später, zum Teile beeinflußt durch die weitere Entwicklung des Vorderhirns und der Sinnesorgane, beträchtlich und entspricht dann dem späteren vorderen Keilbein und der Ethmoidalgegend.

Wie die Parietalzone des Rumpfes zur Bildung der Körperseitenplatten, so wird die Parietalzone des Kopfes zur Bildung der Wände der Kopfdarmhöhle verwendet, die durch die Bildung der Visceralbogen und -spalten und durch die Bildung der Mundhöhle ihr eigenes Gepräge erhalten. Wie in den Körperseitenplatten später die Knorpelrippen und knöchernen Rippen, so entstehen auch in den Visceralbogen des Kopfes knorpelige, später verknöchernde Visceralspangen.

In Sagittalschnitten durch Embryonen mit ausgeprägter Schädelbeuge bemerkt man eine das vordere bogenförmige Chordastück, die „Chordaschleife", enthaltende und in die Schädelhöhle vorspringende quere Mesenchymleiste (Fig. 331), das Mittelhirnpolster oder den mittleren Schädelbalken. Eine zweite, später hinter dieser Bildung entstehende und zwischen Hinter- und Nachhirn gelegene Leiste ist das Nachhirnpolster oder der hintere Schädelbalken (Fig. 333). Beide bestehen aus gefäßreichem Gallertgewebe, das größtenteils in die Gefäßhaut des Gehirns umgewandelt wird.

An dem so weit ausgebildeten (Kaninchen von 10 Tagen, Hund von 18—20, Schaf von 20—25 Tagen, Mensch von 4 Wochen) nur aus zellenreichem Bindegewebe bestehenden Kopf (Figuren 109—111) ist weiter zu unterscheiden:

1. Das die Hirnanlage und Sinnesorgane umschließende Neurocranium (*νεῦρον* = Nerv, cranium Schädel) und

2. der zur Aufnahme der Kopfdarmhöhle und der primitiven Mundhöhle verwendete viscerale Schädel, das Splanchnocranium (*σπλάγχνον* = Eingeweide).

Die Chordaschleife, welche vielfach abortive Sprossen treibt, endet um diese Zeit mit ihrem absteigenden Schenkel dicht vor oder an der Insertionsstelle der primitiven Rachenhaut an der Schädelbasis. Später findet man ihr nasales Ende nach Rückbildung des vorderen Schleifenschenkels in der aus dem mittleren Schädelbalken hervorgegangenen Sattellehne etwa unter dem vorderen Rande der Mittelhirnbasis.

Vergleicht man die bisher verfolgte Entwicklung des bindegewebigen Kopfes mit der des bindegewebigen Rumpfskelets, so ergeben sich

zwischen beiden wichtige Übereinstimmungen: Wie der Rumpf, so besteht auch der segmentierte Hinterkopf aus axialem Mesenchym, welches das Zentralnervensystem umscheidet und ein beträchtliches Stück der Chorda dorsalis enthält.

Der Hinterkopf ist als der vorderste Abschnitt des Rumpfes anzusehen, mit welchem er nach Bau und Entwicklung im wesentlichen übereinstimmt. Denn der Hinterkopf erweist sich durch Anlage von Urwirbeln, Cölom, Muskelplatten und Muskelsepten als prinzipiell gleichwertig mit dem Rumpf und seinem Achsenskelet (vertebraler Schädelabschnitt im Gegensatz zum unsegmentierten Vorderkopf oder evertebralen Schädel).

Durch die im Vergleich zum Rückenmark sehr beträchtliche Entwicklung des Gehirns oder durch die Beziehungen zum Kopfdarm und dessen Mündung sowie zu den Sinnesorganen kompliziert sich aber der Hinter- und noch mehr der Vorderkopf dem Rumpfe gegenüber in hohem Grade nach Form und Bau. Der zwischen beiden entstehende Unterschied wird noch durch den Umstand vermehrt, daß bei niederen Wirbeltieren der Kopfdarm neben der Nahrungsaufnahme auch noch mit der Funktion der Atmung betraut ist. Durch die Entwicklung der diese Funktion übernehmenden, sich ja auch bei den höheren Wirbeltieren anlegenden Kiemenbogen und -furchen entsteht ein weiterer Gegensatz zwischen dem Visceralskelet des Kopfes und dem des Rumpfes.

Zu den sich ausbildenden Unterschieden zwischen den beiden Körperregionen trägt ferner die zum Teile mit Rückbildung des vorderen Chordaendes einhergehende beträchtliche Ausbildung des anfänglich unscheinbaren prächordalen Vorderkopfes und die in kaudaler Richtung platzgreifende Verwischung der Segmentierung des Hinterkopfes wesentlich bei. Der Umstand, daß die Chorda vor der Rückbildung ihres absteigenden Schenkels weiter nasalwärts reichte, spricht, zusammengehalten mit der im vordersten Ursegmente des Hinterkopfs nur rudimentären Cölombildung und der baldigen Rückbildung der kleinen, aus diesem Segmente gebildeten Muskelplatte dafür, daß die Segmentierung des Kopfes bei niederen Wirbeltieren weiter nasalwärts gereicht haben muß, und daß der Vorderkopf auf Kosten des Hinterkopfes durch Assimilierung von dessen vorderstem Segmente wächst. Daß letzterer einer in kaudaler Richtung fortschreitenden Reduktion unterliegt, ergibt sich aus der Art und Weise der Verknorpelung des Hinterkopfes. Vergleichende embryologische Untersuchungen haben gezeigt, daß der Hinterkopf zur Deckung der an seinem Vorderende stattfindenden Reduktion sich Zuwachs durch Verschmelzung mit Wirbelanlagen der Halsregion verschafft. Er ist somit in stetem kaudalen Vorrücken begriffen. Die Wirbelsäule unterliegt demnach auch vom

Kopfende her einer kontinuierlichen und fortschreitenden Verkürzung.

Diese bis jetzt noch ziemlich übersichtlichen Verhältnisse werden aber bei der Verknorpelung des bindegewebigen Schädels und besonders durch die ihr folgende Verknöcherung mehr oder weniger stark verwischt. Beide Vorgänge steigern die zwischen Kopf- und Rumpfskelet bestehenden Unterschiede, und es zeigt sich, daß die Entwicklung des Kopf- und des Rumpfskelets nunmehr sehr verschiedene Wege gehen.

### Das bindegewebige und das knorpelige Cranium.

(Desmo- und Chondrocranium, *δεσμός* = Band, Fessel, *χόνδρος* = der Knorpel).

Das bindegewebige Neurocranium geht aus der Mesenchymschädelanlage nach Differenzierung der Kopf- und Augenmuskelblasteme und des Epithels der Kopfhöhlen hervor. Es wird nicht in seiner ganzen Dicke und Ausdehnung in das knorpelige Neurocranium umgewandelt, sondern enthält zunächst ohne erkennbare Abgrenzung einzelner Schichten das Material für: die Hirnhäute, die spätere Knorpelschicht und die Bindegewebschicht, in der sich später die Deckknochen entwickeln, sowie für die Schädelschwarte.

Bei allen Wirbeltieren entstehen als Grundlage für die Schädelbasis im chordalen Schädel ein paar zu beiden Seiten des vorderen Chordaendes gelegene Knorpelplatten, die Parachordalia. Sie bilden (Fig. 332) zusammen mit der Chorda die kontinuierliche parachordale Knorpel- oder Basalplatte, welche nach hinten und seitlich in die das Labyrinth umschließende Cartilago periotica ausläuft. Vor dem vorderen Ende des Parachordalknorpels wachsen bei niederen Wirbeltieren die seitlichen Schädelbalken oder Trabeculae laterales in den prächordalen Schädel ein. Die zwischen ihnen gelegene große Öffnung, das Hypophysenfenster, enthält die Hypophyse. Nach hinten begrenzt der Occipitalbogen das Primordialcranium.

Die Verknorpelung des Neurocraniums beginnt beim Menschen im zweiten Monate des Fetallebens an der gesamten Schädelbasis und an den unteren Seitenteilen des Schädels sowie im Septum narium und an den Seitenteilen der Ethmoidalgegend gleichzeitig. Das Chondrocranium entsteht hier wie aus einem Gusse und erreicht beim Menschen in der ersten Hälfte des dritten Monats seine höchste Entfaltung (Fig. 334).

Die Knorpelbildung erscheint, wie in der Wirbelsäule, zuerst in der Umgebung der Chorda und dann erst an den Seitenteilen des Schädels.

Das Schädeldach verknorpelt nur teilweise im Zusammenhang mit den Seitenteilen und bleibt zum größten Teil bindegewebig. Das

knorpelige Neurocranium der Säugetiere und des Menschen ist also eine unvollkommene Bildung. Ein das Zentralnervensystem völlig umschließender Knorpelring wird nur im Gebiete der späteren Hinterhauptschuppe gebildet (Fig. 334).

An dem chordalen Teile des Chondrocraniums unterscheidet man die Hinterhaupt- und Labyrinthregion, am prächordalen die Regio orbitotemporalis und ethmoidalis.

Der vordere Rand der Basalplatte wird zum Dorsum sellae turcicae. Der occipitale Teil entsteht durch Einschmelzung von Wirbeläquivalenten, deren letztes allein den übrigen gegenüber die Bestandteile eines Wirbels bis zum bleibenden Zustande erkennen läßt. Die Seitenteile der Occipitalregion grenzen an den vorderen Abschnitt

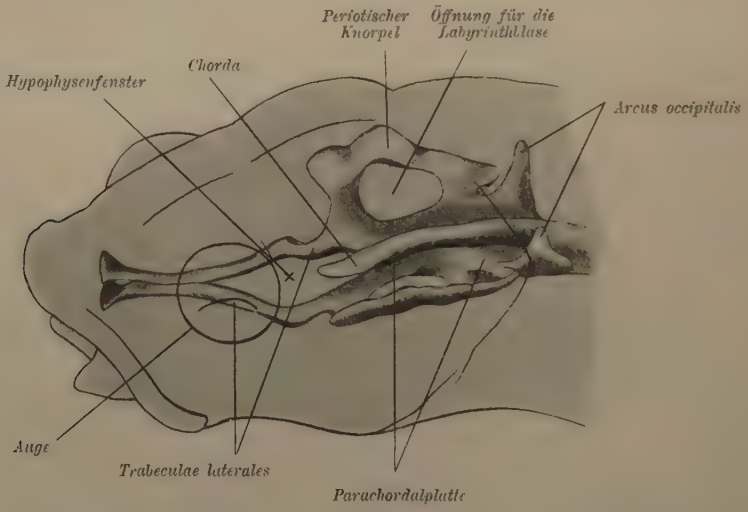



Fig. 332. Primordialcranium eines 13 mm langen Lachsembryos, in den durchsichtig gedachten Kopf eingezeichnet. Nach Stöhr.

der Basalplatte und an die Pars otica, in deren Bereich der Hörnerv in die Ohrkapsel tritt.

Eine breite Knorpelplatte begrenzt das Foramen occipitale magnum. An der Bildung des Atlantooccipitalgelenkes beteiligen sich der Körper des hintersten Occipitalwirbels und sein Bogen; vom ersten Halswirbel jedoch nur der Bogen.

Beim Menschen liegt die Schädelchorda nach Verknorpelung der Basalplatte nur mit ihrem hinteren und vorderen Drittel in der Platte selbst, mit dem mittleren Drittel aber an deren ventralem Umfang im retropharyngealen Bindegewebe.

Dieser Abschnitt geht am frühesten zugrunde, das hintere Drittel wird später auf die Dorsalseite der Platte verlagert und hier rückgebildet. Das vordere Drittel dringt von der Ventralfläche her in den vordersten Abschnitt der Basalplatte ein und endet vor seiner gänzlichen Rückbildung in der Basis der Sattellehne hinter der Hypophysengrube.

Die Ohrkapseln verknorpeln um das Labyrinthbläschen und umfassen mit einem oberen Teil das Vestibulum und die Bogengänge, mit einem unteren die Schnecke. Dieser verschmilzt dann mit dem vorderen Teil der knorpeligen Basalplatte. Sie liegt zwischen dem Foramen jugulare und dem Ganglion semilunare trigemini. Eine hinter dem Foramen des N. facialis lateral auftretende Crista parotica wird zum Tegmen tympani, während die Parietalplatte in der Seitenwand des Cavum cranii die Verbindung mit der Ala orbitalis herstellt. Im Innern der Ohrkapsel bilden sich die drei knorpeligen Septa semicircularia. Entsprechend dem Septum semicirculare ant. senkt sich von der medialen Ohrkapselwand aus die Fossa subarcuata unter dem vorderen Bogengang ein.

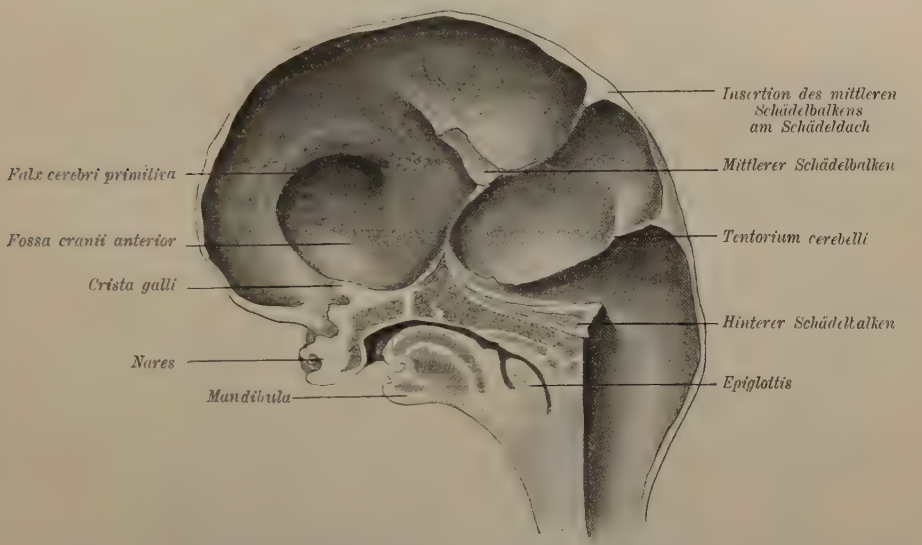



Fig. 333. Medianschnitt durch den Primordialschädel eines menschlichen Embryos aus der neunten Woche. Nach. J. Kollmann. Vergr. etwa 12:1.

Die Knorpelbildung im prächordalen Abschnitt des Neurocraniums beim Menschen und bei den Säugetieren schließt sich ohne selbständige Entstehung von Trabekeln (wie sie bei den niederen Wirbeltieren stattfindet) an die Verknorpelung des chordalen Schädels an. Die zur Seite des Hypophysenstiels auftretenden Knorpelmassen vereinigen sich und setzen sich in das Septum narium fort. In dem Knorpelboden, unter der Hypophyse, dem späteren Boden der Sella turcica, besteht noch einige Zeit die von dem Reste des Hypophysenstieles durchsetzte Fenestra hypophyseos. Lateral vom Boden der Hypophysengrube entsteht der Processus alaris.

Mit dem lateralen Ende des Processus alaris verschmilzt die selbständig verknorpelte Ala temporalis. Ein an ihrer Basis nach abwärts gerichteter Fortsatz wird zur lateralen Lamelle des späteren

Flügelfortsatzes des Keilbeins. Zwischen Ala temporalis und Ohrkapsel tritt der dritte Trigeminusast, anfangs frei, später von den Rändern des Foramen ovale umschlossen, aus dem Schädelraum.

Der erste und zweite Trigeminusast gehen anfangs mit den Augenmuskelnerven zusammen medial von der Ala temporalis durch die zwischen dieser und der Ala orbitalis gelegene Fissura orbitalis superior. Eine Knorpelbrücke trennt später den zweiten Trigeminus-

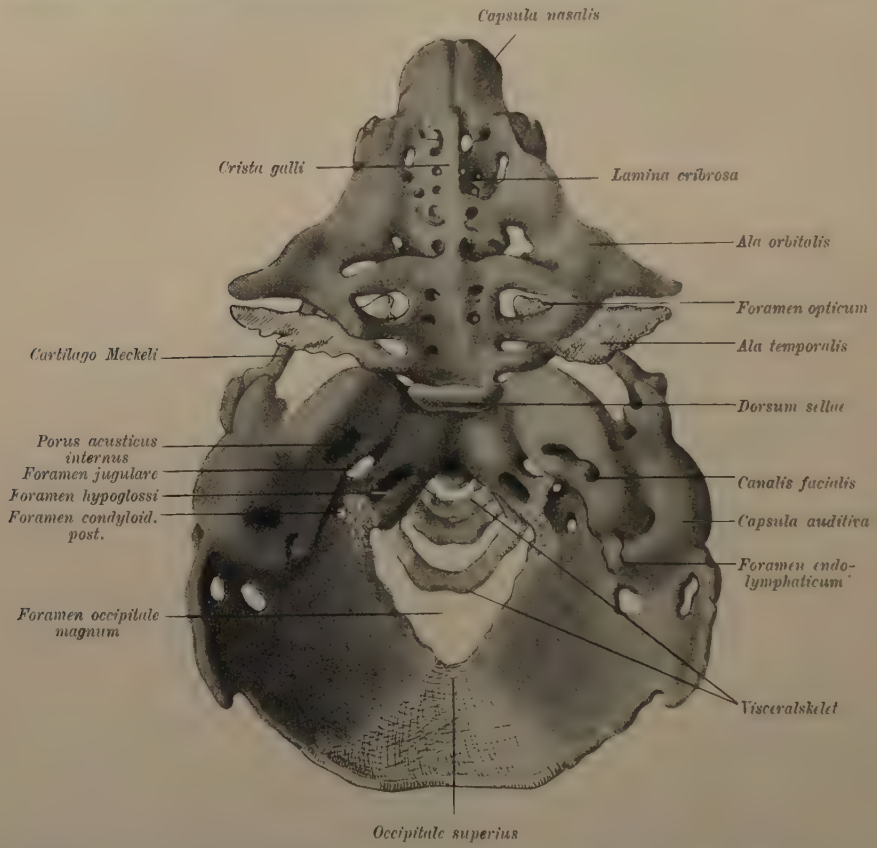



Fig. 334. Dorsalansicht eines Modells des Chondrocraniums eines menschlichen Embryos aus dem dritten Monat von 8 cm Scheitelsteißlänge. Nach O. Hertwig und F. Ziegler. Die Deckknochen sind weggelassen, Ersatzknochen hell gehalten.

ast von den übrigen Nerven und bildet mit der Ala orbitalis das Foramen rotundum.

Der vor der Sella turcica gelegene Basalknorpel der Orbito-temporalgegend bildet beim Menschen einen dicken Balken. Die Seitenwand dieser Gegend verknorpelt beim Menschen selbständig zur Ala orbitalis. Ihre laterale Ecke verbindet sich mit dem Dache der Nasenkapsel sowie durch schmale Knorpelbrücken mit dem Basalknorpel der Sella turcica und mit der Parietalplatte.

In der Ethmoidalregion (ἠθμοειδής = siebähnlich) werden die Riechsäcke von den knorpeligen Nasenkapseln (beim Menschen im dritten bis vierten Monat) umschlossen. Diese kommunizieren durch die Olfactoriuslücken oder die Fenestrae olfactoriae mit der

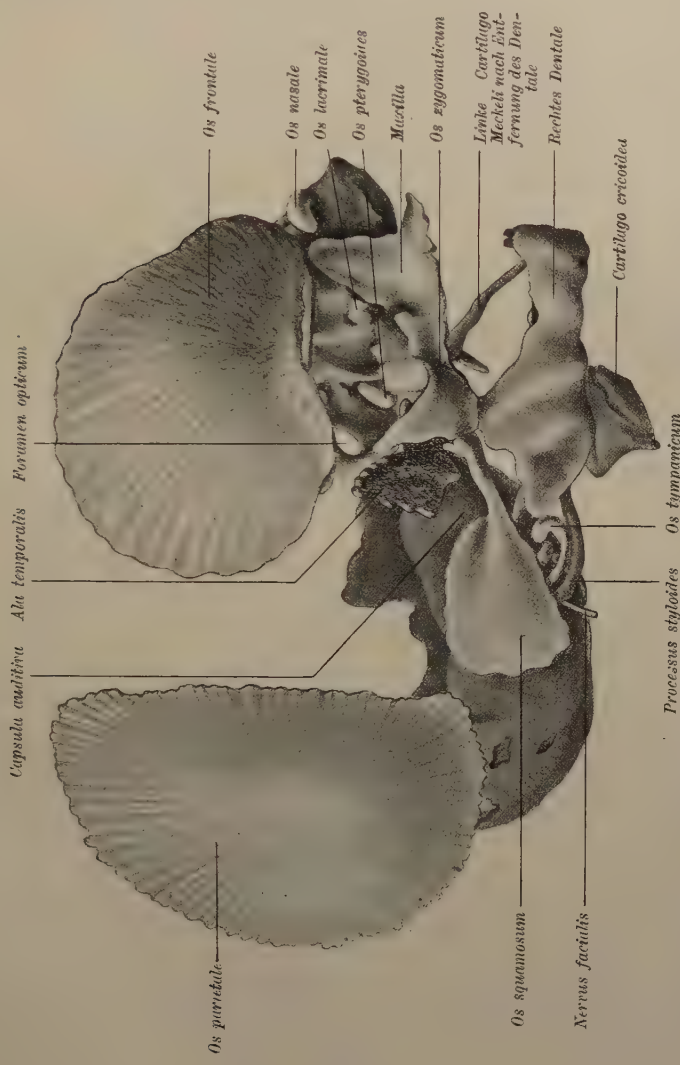



Fig. 336. Seitenansicht des Modells des Knorpelschädels eines menschlichen Embryos aus dem 3. Monat von 8 cm Scheitelsteißlänge nach O. Hertwig und F. Ziegler.

Schädelhöhle. Die direkte Fortsetzung der basalen Knorpelmasse der Orbito-temporalregion bildet das sich zwischen beide Nasensäcke einsenkende Septum narium. Sein dorsaler Rand springt zwischen den beiden Olfactoriuslücken als Crista galli in die Schädelhöhle vor. Die rechte und linke Olfactoriuslücke wird durch sekundäre Knorpel-

brücken, aus einer einheitlichen Öffnung in die Lamina cribrosa umgestaltet. Auf ihr liegt der Bulbus olfactorius und nimmt die aus der Nasenkapsel kommenden Fila olfactoria auf. Die seitliche Begrenzung der Olfactoriuslücke wird bei vielen Säugern durch die Cartilago sphenoethmoidalis ergänzt, welche sie mit der Ala orbitalis verbindet. Beim Menschen zerfällt sie im vierten bis fünften Monat wieder und wird resorbiert.

Vor der Olfactoriuslücke geht der obere Rand des Septums in das Tectum nasi, seitwärts in die seitliche Nasenwand, die Paries nasi über. Hinten setzt sich diese an die Seitenwand der Olfactoriuslücke an und hängt unter derselben mit der Hinterwand der Nasenkapsel zusammen.

Im mittleren Abschnitt der Nasenkapsel biegt der ventrale Rand der Seitenwand medianwärts um und bildet die knorpelige Anlage der Kiefermuschel (Maxilloturbinale). Sie gliedert sich erst im siebenten Monat beim Menschen von der knorpeligen Seitenwand ab. Im vierten Monat verknorpeln beim Menschen die Ethmoturbinalia in den entsprechenden Muschelwülsten (siehe S. 161) und verschmelzen mit der knorpeligen Seitenwand.

Aus der einfachen Anlage der Kiefermuschel gehen bei vielen Tieren sekundär durch Bildung von Nebenlamellen vielfach gewundene, geteilte und gefaltete Maxilloturbinalia hervor.

Der Boden der Nasenkapsel verknorpelt nur in beschränktem Umfange. An der Grenze des mittleren und vordersten Kapselabschnittes bildet sich bei vielen Säugern die Fenestra narina und die Fenestra basalis, welche durch die Lamina transversalis anterior voneinander getrennt sind. Diese verbindet den ventralen Rand der Seitenwand mit dem ventralen Rand des Septums. Beim Menschen fehlt die Lamina transversalis. Fenestra narina und basalis fließen jederseits zu der langen Fissura rostrobasalis zusammen. Der Knorpel des Organon vomeronasale tritt beim Menschen isoliert auf.

Vor der Fenestra narina schließt die Nasenkapsel mit flacher Kuppel ab, in welche die Seitenwand, die Decke und das Septum übergehen. Die Umgebung der äußeren Nasenlöcher kann durch Knorpelfortsätze kompliziert werden.

Der obere Kapselabschluß wird unter der Olfactoriuslücke durch das Planum antorbitale gebildet.

### Das knorpelige Splanchnocranium

besteht bei allen Wirbeltieren aus einer Anzahl visceraler Knorpelspangen, welche den Kopfdarm stützend umfassen (Fig. 330). Ventral von ihm berühren sie sich entweder, wie die Kieferbogen, direkt, oder sie sind, wie die übrigen Visceralbogen, durch besondere unpaare Knorpelstücke, die Copulae, verbunden. Die bei niederen Wirbel-

tieren sehr entwickelten knorpeligen Visceralbogen werden bei den Amnioten mehr oder weniger zurückgebildet oder mit neuen Leistungen betraut.

In der sechsten Woche hängt beim Menschen das Mesenchym des Unterkieferbogens mit seinem proximalen Ende mit dem verdichteten Mesenchym des Zungenbeinbogens zusammen, soweit es von

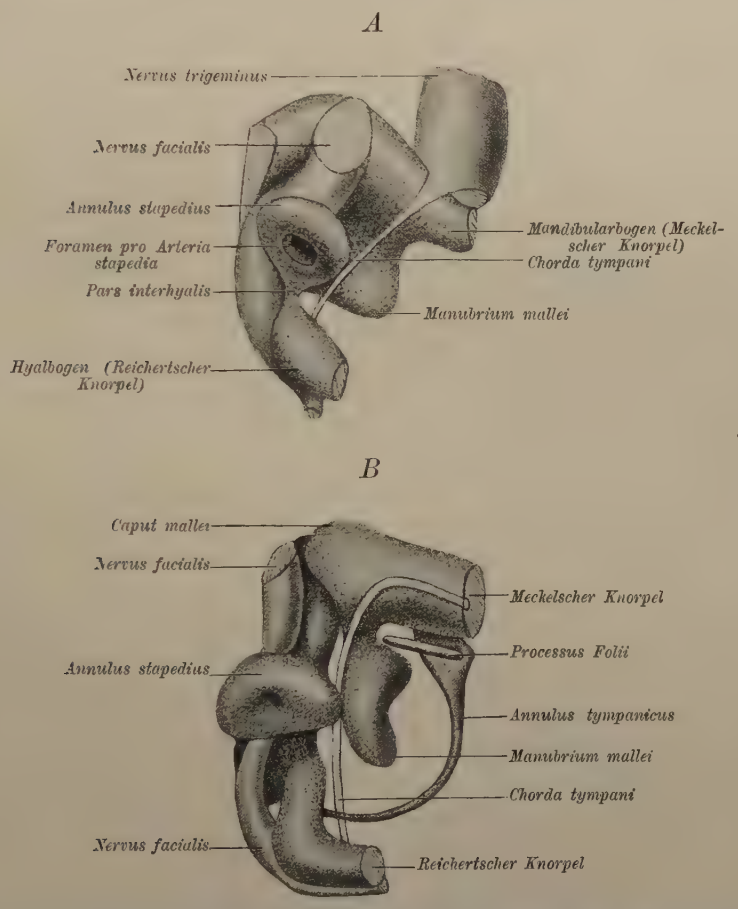



Fig. 336 *A* und *B*. Rekonstruktionsmodelle zur Entwicklung der Gehörknöchelchen nach Bromann. *A* Innenansicht der linken Seite der Knorpel des ersten und zweiten Visceralbogens eines menschlichen Embryos von 16 mm Nackensteißlänge. *B* Rekonstruktionsmodell derselben Organe wie in Fig. *A* von einem menschlichen Embryo von 55 mm Scheitelsteißlänge. Innenansicht der linken Seite.

diesem nicht durch die erste Schlundspalte oder Nerven und Gefäße getrennt wird. Der N. trigeminus zerlegt die Mesenchymmasse des Unterkieferbogens unvollkommen in ein mediales und laterales Blastem.

Der proximale Teil des medialen Blastems entwickelt sich nicht weiter. Aus dem proximalen Teil des lateralen Blastems entsteht der Amboß.

Schon im Vorknorpelstadium grenzen sich Amboßanlage und Labyrinthkapsel voneinander ab, und der Amboß erhält im wesentlichen seine bleibende Form.

Die unmittelbar vor der Chorda tympani gelegene Portion des ersten Visceralbogens wird zum Meckelschen oder Unterkieferknorpel (Fig. 337). Sein proximaler Teil beginnt sich schon bei 55 mm langen menschlichen Embryonen zum Hammer umzubilden. Der ganze Meckelsche Knorpel bildet zunächst ein einheitliches Stück. Sein proximales Ende bleibt durch unverknorpeltes Gewebe, die Zwischenscheibe, in der sich später das Hammer-Amboßgelenk entwickelt, vom Amboß getrennt. Das Amboß-Steigbügelgelenk entsteht in dem Blastem zwischen Hammer und Steigbügelgriff. Der Processus lenticularis entsteht erst nach Eintritt der Ossifikation im langen Fortsatz. Noch im Vorknorpelstadium wächst aus der Hammeranlage im vierten Monate der Hammergriff und der Processus lateralis aus. Die Crista mallei tritt durch Resorption des in ihrer Umgebung gelegenen Knorpels hervor. Durch Resorption des mittleren Teiles des Meckelschen Knorpels bei Beginn des fünften Monats und durch Verknöcherung erhält auch die Hammeranlage ihre bleibende Gestalt und wird zu einem besonderen Knochen.

Das ventrale Ende des Meckelschen Knorpels verknöchert und verschmilzt mit dem später die Zähne tragenden Dentale. In der Symphyse zwischen beiden Meckelschen Knorpeln treten bei Embryonen von 7,5 cm zwei kleine Symphysenknorpel auf. Sie verknöchern später zu den Ossicula mentalia.

Das Blastem für den Zungenbeinbogen wird ebenfalls, und zwar durch den N. facialis in eine mediale und laterale Masse geteilt. Aus der medialen Masse entsteht der Steigbügel und der Reichertsche Knorpel. Die Steigbügelanlage bildet sich ringförmig um die Arteria stapedia als Annulus stapedis, bleibt aber durch die erwähnte Blastembrücke mit dem langen Fortsatz der Amboßanlage verbunden. Die Stapesanlage senkt sich in die Labyrinthwand ein, behält bis zur zweiten Hälfte des dritten Embryonalmonates ihre Ringform bei und nimmt dann erst ihre definitive Form an. Gleichzeitig atrophiert das unter der Steigbügelplatte gelegene Blastem der Ohrkapsel im Gebiete der Fenestra vestibuli zu der dünnen bindegewebigen Membrana vestibuli. Der Steigbügel verknorpelt vollkommen selbständig und erreicht seine definitive Länge schon Ende des siebenten Embryonalmonates. Der an die Steigbügelanlage sich anschließende Teil des medialen Blastems bildet die später schwindende Bindegewebsbrücke (Pars interhyalis Fig. 336 *A*), welche die Steigbügelanlage mit dem Reichertschen Knorpel oder dem Hyalbogen verbindet. Dieser geht zum größten Teile aus dem ventralen Teile des medialen Blastemstreifens hervor. Nach dem Schwunde der Pars

interhyalis hängt der Reichertsche Knorpel an seinem proximalen Ende nur noch mit dem lateralen Blastem des Hyalbogens zusammen.

Aus dem proximalen Teil des lateralen Blastems entsteht das Laterohyale, welches ventralwärts mit dem Reichertschen Knorpel zusammenfließt und sich dorsalwärts mit der Labyrinthkapsel verbindet. Durch Verknorpelung werden Laterohyale und Reichertscher Knorpel zu einem einheitlichen Knorpelgebilde, dem Reichertschen Knorpel der älteren Autoren, welche dessen Entstehung aus den eben beschriebenen Teilen noch nicht kannten.

Der oberste Teil dieses Knorpelstabes wird in die Wand der Paukenhöhle aufgenommen und zur Anlage des Processus styloideus verwendet. Der mittlere Teil wird in Bindegewebe umgewandelt und zum Ligamentum stylohyoideum, der ventrale wird zum kleinen Zungenbeinhorn.

Innerhalb des dritten Visceralbogens entsteht das große Zungenbeinhorn des Menschen. Große und kleine Zungenbeinhörner werden durch eine knorpelige, später knöcherne Copula, den Körper des Zungenbeins, verbunden.

Verknorpelungen im Bereiche des bald verschwindenden vierten und fünften Visceralbogens werden nicht mehr zur Bildung des Splanchnocraniums, sondern zur Bildung des Schildknorpels verwendet.

## Der knöcherne Schädel.

Nur ein kleiner Teil der aus Knorpel und Bindegewebe bestehenden Schädelanlage erhält sich zeitlebens, der weitaus größere verknöchert, ein anderer Teil schwindet wieder.

So schwindet wieder der Teil des Primordialschädels, welcher unter den Scheitelbeinen, einem Teil des Stirnbeins, dem Zwischenscheitelbein, der Schläfenschuppe und einem Teile der Nasenbeine liegt, ebenso wie der Meckelsche Knorpel, auf welchem sich der Unterkiefer entwickelt. Dauernd erhält sich ein Teil der knorpeligen Nasenscheidewand nebst seinen die äußere Nase stützenden Anhangsknorpeln, die Fibrocartilago basilaris und zeitweilig die Fugenknorpel zwischen den Knochen der Schädelbasis (Keilbeinfuge, Keilbeinhinterhauptsfuge). Sämtliche Schädelknochen entstehen entweder als Primordialknochen durch Knorpelverknöcherung oder als Deck- oder Belegknochen im Bindegewebe der Haut und Mundschleimhaut. Da sich auch in einzelnen Belegknochen Knorpelmassen finden, ist jedoch der Gegensatz kein ausnahmslos durchgreifender.

Zur Bildung der meisten Deckknochen haben als dem Kiemenskelete eigentlich fremde, zu einem Hautskelete gehörige Bildungen wahrscheinlich die Basalplatten der Plakoidorgane (siehe das S. 332 und 333 über die Zähne Gesagte) Anlaß gegeben. Sie vereinigten sich zu größeren Platten, und das so gebildete Exoskelet verbindet sich bei

den Säugetieren so innig mit dem Endoskelet, daß man bei ihnen den Knorpelschädel, die Ersatz- und die Belegknochen nur in frühen Stadien der Ossifikation als gesonderte Teile erkennen kann. Primordial- und Belegknochen treten dann zu einer Knochenkapsel zusammen, deren doppelter Ursprung sich völlig verwischt.

Die Primordialknochen bilden sich zuerst an den Stellen des Knorpels, welche Muskeln oder Bändern zum Ansatz dienen, oder an solchen, die durch irgendwelche andere mechanische Momente, durch Druck oder Zug besonders beeinflußt werden.

### Das knöcherne Neurocranium.

Die Primordialknochen des Hirnschädels entstehen, wie die Knochen der Wirbelsäule und ihrer Visceralbogen, in Gestalt von enchon-

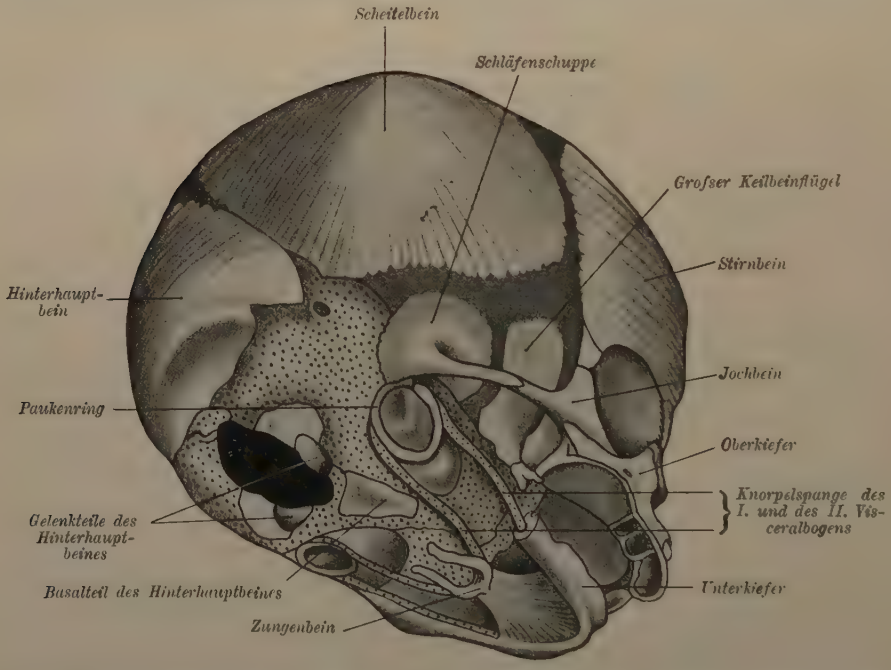



Fig. 337. Verknöchernder Schädel eines menschlichen Embryo aus dem 5. Monat. Knorpel punktiert, häutiger Schädel dunkel, Knochen hell gezeichnet. Vergrößerung etwa $\frac{2}{1}$.

dralen Knochenkernen. So wird der Knorpelschädel mehr oder weniger vollständig durch Knochen ersetzt. Als Primordialknochen gehen in der Hauptsache aus der Basis und aus den Seitenwänden des Schädels hervor: das Hinterhauptsbein mit Ausnahme des dorsalen Schuppenendes; das Keilbein mit Ausnahme der beim Menschen als innere Lamelle der flügelförmigen Fortsätze bezeichneten, bei vielen Säugetieren als Flügelbeine selbständig bleibenden Knochen; Pyramide und Warzenfortsatz des Schläfenbeins; Gehörknöchelchen, Siebbein

und Nasenmuscheln. Die Verknöcherung des Schädels beginnt beim Menschen im dritten Monat.

Die Deck- oder Belegknochen entstehen dagegen auf dem Primordialschädel in dem entweder der Haut oder der Schleimhaut der Kopfdarmhöhle zugehörigen Bindegewebe und bilden das knöcherne Schädeldach und die knöcherne Grundlage des Gesichtsschädels.

Als Belegknochen entstehen: der oberste Teil der Hinterhauptsschuppe, das paarige oder einfache Zwischenscheitelbein, die Scheitelbeine, die Schläfenbeinschuppe, die Stirnbeine, die Flügelbeine, der Paukenteil des Schläfenbeins, die Gaumenbeine, die Pflugschar, die Nasenbeine, die Tränenbeine, die Jochbeine, die Oberkiefer, Zwischenkiefer und Unterkiefer.

Während der Verknöcherung des Schädels bleiben zwischen den noch nicht bis zur gegenseitigen Berührung ausgebildeten Knochen des Schädeldachs bindegewebige Bezirke, die Fontanellen, vorübergehend bestehen. Sie werden durch die weitere Ausbildung der Knochen, welche sich schließlich durch Fugen oder Nähte miteinander verbinden, geschlossen.

Der occipitale Knochenkomplex, welcher zum Hinterhauptsbein zusammentritt, besteht aus vier typischen Ersatzknochen: dem Basalteile, den beiden Seitenteilen und der Schuppe. Mit der Schuppe kann das als Deckknochen entstehende Interparietale verwachsen (Mensch).

Der das Schläfenbein aufbauende temporale Knochenkomplex besteht aus dem durch Verknöcherung der Ohrkapsel und der Parietalplatte gelieferten Petros um der Squama, der Pars tympanica und dem Processus styloideus.

Das Petrosum des Menschen geht Ende des fünften Monats aus sechs oder noch mehr Knochenkernen hervor (Schwein, Schaf). Die knöcherne aus dem Felsenbeine ausschälbare Labyrinthkapsel entsteht durch Ossifikation vom Endost der Ohrkapsel aus, welche auf das Bindegewebe des Labyrinthes und des inneren Gehörganges übergreift.

Die Schläfenschuppe des Menschen und der Säugetiere bildet sich als Deckknochen am seitlichen Umfange der Ohrkapsel und vereinigt sich mit dem Tympanicum. Zwischen Schuppe und Mandibula entsteht das sekundäre Kiefergelenk.

Das Tympanicum legt sich anfangs des dritten Monats als zarter Deckknochenring am seitlichen Teil des Meckelschen Knorpels an, erreicht erst allmählich seine spätere Breite und bleibt bei vielen Säugetieren ein selbständiger Knochen.

In der achten Woche erscheint beim Menschen der das Keilbein aufbauende Knochenkomplex und synostosiert später. Bei den Säugetieren bleibt vielfach ein getrenntes vorderes und hinteres Keilbein bestehen. Vom Keilbeinkörper greift die Verknöcherung auch auf das Septum nasi über. Die medialen Lamellen der flügelförmigen Fortsätze oder Flügelbeine der Säuger entstehen als Deckknochen. Ebenfalls als Deckknochen entsteht der obere Rand der Alae temporales und bleibt unter Umständen als Intertemporale selbständig.

Siebbein und Keilbeinmuscheln gehen durch Verknöcherung des hinteren Teiles des knorpeligen Nasengerüstes ohne Beteiligung von Deckknochen hervor. Beim Menschen verknöchert die hintere Kuppel der Nasenhöhle jederseits selb-

ständig zum Ossiculum Bertini. Die Cellulae ethmoidales werden beim Menschen teilweise erst durch Auftreten von Knochenlamellen abgekammert.

Die Nasenmuschel verknöchert beim Menschen selbständig zwischen dem 6.—7. Monat.

Das Scheitelbein ossifiziert von zwei in der 11. und 12. Woche übereinanderliegenden Zentren aus. Sie verschmelzen im Laufe des vierten Monats zu einer Knochenschale. An Stelle der früheren Grenze bildet sich der Scheitelhöcker. Unterbleibt die Vereinigung, so entsteht ein geteiltes Scheitelbein.

Das Interparietale kann nachträglich mit den Scheitelbeinen oder mit der Hinterhauptsschuppe verschmelzen.

Das Stirnbein legt sich als paariger Deckknochen über dem Rande der Orbitalflügel des Keilbeins und der Cartilago sphenoethmoidalis in der 7.—8. Fetalwoche vor der Olfactoriuslücke an. Von der ersten Anlage aus entsteht in der neunten Woche die Pars orbitalis. Dazu kommen noch accessorische Knochenkerne für die Spina nasalis, die Spina trochlearis, den Processus zygomaticus und den hinteren Teil der Pars orbitalis. Gegen Ende des ersten Lebensjahres findet sich die erste Spur des Sinus frontalis. Die paarigen Stirnbeine verwachsen in der Regel in der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres. Die Stirnzapfen der Hohlhörner, z. B. des Rindes, und die Geweihe der hirschartigen Tiere sind Fortsatzbildungen des Stirnbeines, die selbstverständlich erst nach der Geburt auftreten.

Das Tränenbein entsteht auf der Seitenwand des hintersten Abschnittes der knorpeligen Nasenkapsel als Deckknochen. Seine Verknöcherung beginnt beim Menschen Ende des dritten Monats.

Die Nasenbeine erscheinen als Belegknochen auf dem Dache des Knorpelseptums, das unter ihnen mehr oder minder schwindet. Die Pflugschar bildet sich ebenfalls als Deckknochen am unteren Teile der Nasenscheidewand, den sie kielartig mit zwei Platten umfaßt.

Der paarige Zwischenkiefer verschmilzt in der 8.—9. Woche mit den Maxillaria. Ausbleiben dieser Verschmelzung veranlaßt doppelte Hasenscharte und Gaumenspalte.

Der Oberkiefer entsteht als Deckknochen Ende des zweiten oder Anfang des dritten Fetalmonats aus fünf Knochenkernen, die Ende des vierten Monats unter sich und mit dem Incisivum verschmelzen. Ein selbständiger Kern besteht für die seitlichen Teile mit der lateralen Hälfte der Orbitalfläche und der Außenwand der Alveolen der Mahlzähne, ein zweiter für den medialen hinteren Teil des Körpers und für die mediale Hälfte der Orbitalfläche, ein dritter für die Gesichtsfläche über dem Eckzahn und für den Processus frontalis, ein vierter für den Processus palatinus, die mediale Lamelle des Alveolarfortsatzes und für den vorderen Teil der Nasalfläche des Körpers, ein fünfter für die Gegend des Sulcus und der Crista lacrimalis. Mit dem Oberkiefer verbindet sich die Kiefermuschel. Die Kieferhöhle bildet sich vom achten Monat an nach Schwund der Nasenkapsel und nimmt nach Durchbruch der Zähne an Geräumigkeit zu. Die Bildung des Alveolarfortsatzes beginnt schon im vierten Embryonalmonat, ist aber erst mit dem 20.—26. Jahre vollendet. Abhängig in seiner Ausbildung und Größe von der Zahl und Entwicklung der Zähne wird der Oberkiefer für die Entwicklung des Gesichtsschädels maßgebend.

Das Jochbein entwickelt sich ohne Beziehung zum Knorpelschädel Ende des zweiten Fetalmonats aus einheitlicher Anlage.

Das Gaumenbein legt sich im zweiten oder dritten Fetalmonat als Deckknochen am Boden des Nasenrachenganges als ein Knochenkern an. Sein aufsteigender Fortsatz wächst an der Innenfläche der seitlichen Nasenkapselwand empor und trennt die Knorpel der unteren und später auch der mittleren Muschel von der bald darauf zugrunde gehenden Wand der Nasenkapsel ab.

### Das knöcherne Splanchnocranium. Verknöcherung des Kieferbogens.

Hammer und Amboß verknöchern beim Menschen als Primordialknochen im vierten oder fünften Monate.

Die Mandibula bildet sich Ende des zweiten Monates zum weitaus größten Teil auf der Außenseite des Meckelschen Knorpels als Belegknochen. Dazu kommen noch drei accessorische ebenfalls verknöchernde Knorpelkerne ohne Beziehung zum Meckelschen Knorpel im Bindegewebe: einer im Processus condyloideus, einer im Processus temporalis und einer im Angulus mandibulae. Der verknöchernde Unterkiefer umhüllt schließlich den Meckelschen Knorpel als Knochenröhre nahezu vollkommen und nimmt an seinem oberen Rande den Processus alveolaris ausbildend die Zahnanlagen auf.

Das Kiefergelenk entsteht zwischen dem vom Perichondrium umhüllten Knorpel des Condylus und dem vom Periost bekleideten Squamosum. Das hier gelegene Bindegewebe verdichtet sich bei 55 mm langen menschlichen Embryonen zum Discus articularis. Über ihm und unter ihm entsteht eine Gelenkspalte.

Die höchst auffallende Gliederung des Meckelschen Knorpels und seinen indirekten gelenkigen Zusammenhang durch den Hammer mit dem Amboß erklärt die vergleichende Anatomie folgendermaßen: Hammer- und Ambußknorpel sind nach Lage und Verbindung dem knorpeligen Palatoquadratum und Mandibulare der Haie gleichwertig, welche bei diesen Fischen als Kieferapparat funktionieren (Fig. 330). Mit dem Auftreten von Verknöcherungen wird der Unterkiefer bei Knochenfischen, Amphibien und Reptilien zu einem sehr komplizierten Organsystem. Vor allem wächst das dem Unterkiefer der Säugetiere entsprechende Dentale zu bedeutender Größe heran und trägt, nachdem es den Meckelschen Knorpel umhülst hat, in seinem Processus alveolaris die Zähne. Dieser ganze Apparat ist im primären Kiefergelenk zwischen Palato-quadratum und Articulare beweglich. Bei den Säugetieren und dem Menschen aber ist das Dentale nicht mehr in dem primären Hammer-Amboßgelenk beweglich. Es hat sich ein neues sekundäres Kiefergelenk zwischen dem Processus condyloideus des Dentale, welches nun allein zum leistungsfähigen Unterkiefer wird, und der Schläfenschuppe gebildet.

Dadurch werden die bei Knochenfischen, Amphibien und Sauropsiden beim Kauen beteiligten Gebilde neuen Funktionen entgegengeführt.

Der Hammer (Articulare) und Amboß (Quadratum) werden als für den Kauakt überflüssig auf dem Wege des Funktionswechsels in den Dienst des Gehörorganes gestellt. Das zwischen dem langen Fortsatze des Hammers bis zur Eintrittstelle in den knöchernen Unter-

kiefer am Foramen mandibulare reichende Stück des Meckelschen Knorpels wird zum bindegewebigen Ligamentum mediale mandibulae. Der im Canalis mandibularis noch vorhandene Teil des Meckelschen Knorpels wird allmählich resorbiert, doch findet man beim neugeborenen Menschen noch seine Reste in der noch nicht verknöcherten, bei vielen Säugetieren zeitlebens durch Bindegewebe verbundenen Unterkiefersymphyse. Aus diesem Reste gehen auch die meist paarigen, später mit dem Kinn verschmelzenden und die Protuberantia mentalis des Menschen bildenden Ossicula mentalia hervor.

Die Verknöcherung des Steigbügels beginnt gewöhnlich erst bei menschlichen Embryonen von 21 cm von einem Ossifikationspunkt in der Fußplatte aus und ist Ende des sechsten Monats beendet.

Das obere mit der knorpeligen Ohrkapsel verbundene Ende des Zungenbeinbogens verknöchert und verbindet sich beim Menschen mit dem Felsenbein und dem Tympanicum. Der frei hervortretende Teil wird zum Processus stylohyoideus der Säuger. Das kleine ventral vom Ligamentum stylohyoideum gelegene Stück des Reichertschen Knorpels wird zum knöchernen Cornu minus beim Menschen.

Das große Zungenbeinhorn verknöchert von einem, der Zungenbeinkörper aber von zwei bald miteinander verschmelzenden Kernen aus.

Der Schädel unterliegt auch nach seiner Verknöcherung und besonders nach der Geburt im extrauterinen Leben bei den verschiedenen Wirbeltieren noch bedeutenden Umwandlungen. Der Gesichtsschädel wächst infolge der Entwicklung des Gebisses und der Kaumuskulatur, sowie infolge der Ausbildung der Lufthöhlen stärker als der Hirnschädel und übertrifft diesen mehr oder minder auffallend an Größe. Auch beim Menschen nimmt der Gesichtsschädel nach der Geburt bedeutend an Größe zu und das ursprüngliche Mißverhältnis zwischen Hirn- und Gesichtsschädel gleicht sich allmählich aus.

### 3. Entwicklung des Gliedmaßenskelets.

Bezüglich der ersten Anlage der Gliedmaßen verweise ich auf die S. 173 u. ff. gegebene und durch die Fig. 110, 125, 126 und 127 illustrierte Schilderung.

Die stummelförmigen Extremitätenanlagen bestehen anfangs, abgesehen von den hereinsprossenden Blutgefäßen, Muskeln und Nerven, aus einem epithelialen Überzug des Epidermisblattes und aus Mesenchym. Aus ihm gehen durch histologische Differenzierung, Sehnen und Fascien, sowie die Skeletteile und ihre bindegewebigen Hilfsorgane, die Gelenkkapseln und Bänder, hervor.

Auch das Extremitätenskelet durchläuft ein bindegewebiges und knorpeliges Entwicklungsstadium, ehe es in Knochen umgewandelt wird.

Die einzelnen Knorpelteile des Skelets entstehen nacheinander vom Rumpfe gegen die Peripherie zu.

Wie die vergleichende Anatomie und Paläontologie einwandslos beweist, bildet die Pentadaktylie den Ausgangspunkt für die verschiedenen, z. T. sehr reduzierten Hand- und Fußformen der Säugetiere. So ist bei den Huftieren eine Reduktion des Hand- und Fußskelets entweder in der Weise eingetreten, daß nur ein besonders entwickelter Finger resp. eine Zehe (Unpaarhufer, Perissodaktylen, z. B. Pferd), oder zwei besonders ausgebildete Finger oder Zehen den Boden berühren und als Stützen für den Rumpf verwendet werden (Paarhufer oder Artiodaktylen, z. B. bei Rind und Schwein). Mit diesen Reduktionen des Hand- und Fußskelets haben sich dann noch mehr oder minder weitgehende Veränderungen auch in der Mittelhand und dem Mittelfuße, der Hand- und Fußwurzel, ja sogar am Unterarm und Unterschenkel kombiniert.

Fig. 338. Schulterblatt eines neugeborenen Kindes. Natürliche Größe. Knorpel hell, Knochen dunkel.

Fig. 339. Oberer Extremitätengürtel mit Oberarm eines menschlichen Embryos aus dem fünften Monat. Kaliglyzerinpräparat. Knorpel hell, Knochen dunkel

Durch den aufrechten Gang wurde die Brustgliedmaße des Menschen aus einem Stützorgan zu einem Greiforgan. Der vielseitigen Möglichkeit der Verwendung seiner Brustgliedmaße verdankt der Mensch neben seiner intellektuellen Überlegenheit seine bevorzugte Stellung in der Organismenwelt.

Bei den Quadrupeden dagegen ist durch die einseitige Verwendung der Brustgliedmaße als Stütze für den Vorderleib auch deren knöcherner Aufhängegürtel sehr wesentlich reduziert worden. Der Aufhängegürtel der Beckengliedmaße, welcher unter allen Verhältnissen die feste Verbindung der jede Ortsbewegung einleitenden hinteren Extremität mit dem Achsenskelet des Rumpfes zu übernehmen hat, erweist sich als konservativer und bleibt wohl entwickelt.

In dem anfänglich gleichartigen Mesenchym der Extremitätenanlagen verdichten sich unmittelbar vor dem Einwachsen der Nerven

(in die Brustgliedmaße des Menschen in der vierten, in die Beckengliedmaße in der fünften Woche) bestimmte Stellen zu Vorknorpel und gehen dann in hyalinen Knorpel über.

Der Verknöcherungsprozeß des knorpeligen Extremitätenskelets verläuft im wesentlichen in ähnlicher Weise wie an dem knorpeligen Achsenskelet als enchondrale und perichondrale Ossifikation.

Die Knochenhülse wird zur Rindensubstanz. Von dem Perichondrium her in den axialen Knorpel einwachsende gefäßhaltige Bindegewebszüge lösen dessen Grundsubstanz auf. Dadurch entstehen die primären Markräume. Durch Bildung von Knochengewebe auf den stehengebliebenen Knorpelbrücken bildet sich die Spongiosa innerhalb der Rindensubstanz aus. Diese Spongiosa wird aber allmählich von der Mitte des Knochens aus wieder resorbiert und durch weiches, blutreiches Mark ersetzt. Damit hat die anfänglich solide Anlage des Röhrenknochens ihre Markhöhle erhalten.

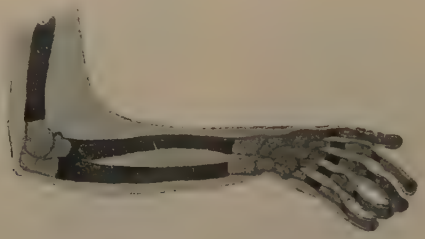


Fig. 340. Unterarm eines menschlichen Embryos aus dem fünften Monat. Kaliglyzerinpräparat. Knorpel hell. Knochen dunkel.

Im Gegensatze zum Mittelstück oder zu der Diaphyse des Röhrenknochens ossifizieren dessen beide knorpelige Endstücke oder Epiphysen durch enchondrale Verknöcherung von je einem Knochenkerne aus und zwar beträchtlich später als die Diaphysen.

Unter beständiger Größenzunahme der knöchernen Diaphysenscheide und der Epiphysenkerne, welche die Epiphysenknorpel bis auf die dünne, als Gelenkknorpel bestehenbleibende Knorpelrinde in Knochen überführen, wird die ganze Anlage des Röhrenknochens — eine dünne, zwischen Diaphyse und Epiphysen gelegene Knorpelscheibe ausgenommen — in Knochen umgewandelt. Diese Knorpelplatte ist wichtig für das Längenwachstum des Knochens, indem sie durch lebhafte Wucherung ihrer Zellen das durch Verknöcherung an ihren beiden Flächen zur Verlängerung des Knochens verwendete Knorpelgewebe immer wieder ersetzt. Die knöcherne Diaphyse und die beiden verknöcherten Epiphysen vergrößern sich auf Kosten dieses Knorpelrestes. Mit seinem Verschwinden ist das Längenwachstum des Röhrenknochens endgültig abgeschlossen. Diaphyse und Epiphysen werden dadurch zu einem einheitlichen Knochen

vereinigt, während sie am jungen Knochen noch leicht durch Maceration trennbar sind.

Zu diesen drei typischen Ossifikationsstellen sämtlicher Röhrenknochen (Oberarm- und Oberschenkelknochen, Knochen des Vorarmes und Unterschenkels, der Mittelhand und des Mittelfußes, der Finger- und Zehenglieder) kann sich nach der Geburt namentlich am Oberarm- und Oberschenkelknochen noch eine schwankende Anzahl von Nebenknochenkernen für gewisse Fortsätze und Höcker gesellen, die erst sehr spät mit dem Hauptknochen verschmelzen.

Die kleinen Knochen der Hand- und Fußwurzel verknöchern durch enchondrale Ossifikation meist von einem, seltener von zwei Knochenpunkten aus. Von dem Knochenkerne aus wird allmählich fast der ganze Knorpel bis auf eine dünne, als Gelenkknorpel zurückbleibende Rindenschicht durch Knochen ersetzt.

Die Ossifikation der Hand- und Fußwurzelknochen tritt viel später ein als die Verknöcherung der Knorpel, aus denen die langen Röhrenknochen hervorgehen. Sie verknöchern durch perichondrale Ossifikation, die in der Mitte des Knorpels in der Weise Platz greift, daß die Knorpelhaut sich in Beinhaut umwandelt und den Knorpel mit einer Knochenhülse umgibt. (Siehe die Lehrbücher der Histologie).

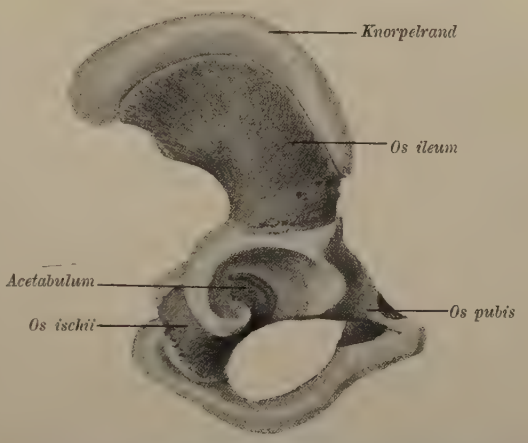



Fig. 341. Seitenansicht der rechten Beckenhälfte eines neugeborenen Kindes. Natürliche Größe. Knorpel hell, Knochen dunkel.

Das knorpelige Knochenmodell wächst durch Wucherung seiner beiden Epiphysen noch beträchtlich in die Länge. Durch fortgesetzte Auflagerung weiterer Knochenlamellen seitens der Beinhaut wird die Knochenhülse um die Diaphyse unter Um- und Rückbildung des von ihr eingeschlossenen Knorpels immer dicker und dehnt sich zugleich peripher weiter und weiter gegen die Enden des Knorpels zu aus.

Beim Menschen gestaltet sich die Verknöcherung im einzelnen folgendermaßen:

Am Schultergürtel verknöchert zuerst, schon in der siebenten Embryonalwoche, beim Menschen die Clavicula von ihrer bindegewebigen Mitte aus, und vergrößert sich durch knorpeligen und dann ossifizierenden Zuwachs rasch derart, daß sie schon im dritten Monate eine Länge von 8—9 mm erreicht. In ihrer sternalen Epiphyse entsteht um die Zeit der Pubertät ein zweiter Knochenkern, der aber erst im 22.—25. Jahre mit dem Hauptstücke verschmilzt.

Im Schulterblatt erscheint in der Gegend seines Halses ein Hauptkern bei Beginn des dritten Monats, der sich bald über die ganze Knorpelanlage ausbreitet. Nur der dorsale Rand, der Rückenwinkel, der Processus coracoideus, die Cavitas glenoidalis und das Akromion bleiben noch beim Neugeborenen oder, wie der Dorsalrand der Scapula bei den Huftieren, zeitlebens knorpelig. Im ersten Jahre entsteht ein Kern für den Processus coracoideus; dazu kommen noch zur Zeit der Pubertät akzessorische Kerne, von denen die für den Rabenschnabelfortsatz, das Akromion und die Gelenkgrube die wichtigsten sind. Zwischen dem 22. und 25. Jahre sind in der Regel alle Kerne zum einheitlichen Knochen verschmolzen.

Die Diaphyse des Oberarmbeins verknöchert in der achten Woche. Die Epiphysen sind zur Zeit der Geburt gewöhnlich noch knorpelig. Dann setzt auch in ihnen durch je einen Knochenkern im ersten Jahre die Verknöcherung ein und ergänzt sich im zweiten Jahre durch je einen im Tuberculum majus und minus auftretenden und je einen im capitulum in der Trochlea und im Epicondylus medialis und lateralis sich bildenden Kern. Zwischen 16 und 20 Jahren ist die Verknöcherung vollständig.

In der Ulna und dem Radius beginnt die Verknöcherung der Diaphyse Ende des zweiten Monats. Knochenkerne treten zuerst in der distalen, dann erst in den proximalen Epiphysen des Radius im fünften, an der Ulna im sechsten Monate nach der Geburt auf. Dazu kommen noch Nebenkerne. Die obere Epiphysenfuge synostosiert im 16., die untere im 19.—20. Jahre.

Sämtliche schon im zweiten Monate knorpelig angelegten Carpuselemente verknöchern vom 1.—12. Jahr von je einem oder, wie das mitunter in Gestalt zweier Knorpel angelegte Naviculare, von zwei Knochenkernen aus. Bei Embryonen des zweiten Monats erscheint distal vom Naviculare das Zentrale. Es verschwindet beim Menschen gewöhnlich vom dritten Monate ab oder bleibt ausnahmsweise, wie beim Orang und manchen anderen Säugern als gesonderter Knochen bestehen.

Die Metacarpalien beginnen um die Mitte des dritten Monats, die Phalangen aber schon vor ihnen um die Mitte des zweiten Monats zu verknöchern. Die knorpelige Daumenanlage besteht aus dem Metacarpale und drei Phalangen, deren Mittelphalange nachträglich mit der Endphalange verschmelzen soll. Nach anderen fehlt dem Daumen der Metacarpus I oder es wird eine Verschmelzung der Grundphalange mit dem Metacarpus beschrieben. Auffallenderweise beginnt die Ossifikation der Hand an der Spitze der Endphalangen, dann folgt die Verknöcherung der Grund- und zuletzt die der Mittelphalangen. Bei der Geburt sind die Metacarpalien und Phalangen nahezu vollkommen verknöchert. Accessorische Kerne in den Epiphysen und Phalangen verschmelzen erst nach der Pubertät mit den Diaphysen.

Der Beckengürtel baut sich aus den paarigen Hüftbeinknorpeln auf, deren jeder aus der späteren Darmbeinschaufel und einer das Foramen obturatum begrenzenden Knorpelspange für das spätere Scham- und Sitzbein besteht. Die Verknöcherung setzt mit einem Kern im Darmbeine im dritten Monate, mit einem oder zwei Kernen im absteigenden Sitzbeinaste im 4.—5. Monate und einem oder seltener zweien im horizontalen Schambeinaste ein (5.—7. Monat). Beim Neugebornen sind noch der Darmbeinkamm, der ganze Pfannenrand und die Pfanne, der absteigende Scham- und der aufsteigende Sitzbeinast sowie der Sitzbeinhöcker und die Spina ossis ischii knorpelig (Fig. 341). Zwischen dem 6.—14. Jahre entstehen da, wo die Knochen im Acetabulum zusammenstoßen, noch drei Epiphysenkerne und ein ebensolcher an der Facies auricularis des Ileum sowie am Symphysenende des Schambeins. Dazu kommen noch Nebenkerne, vor allem ein in der Pfanne auftretendes Os acetabuli. Die Synostosierung in der Pfanne tritt erst im

17.—18. Jahre ein. Im Oberschenkel tritt der Diaphysenkern Ende des zweiten Monats, der Kern der distalen Epiphyse aber stets kurz vor der Geburt auf und gilt als Zeichen der Reife des Kindes. Der proximale Epiphysenkern bildet sich erst nach der Geburt. Dazu kommen noch Nebenkerne im Trochanter major und minor. Diese Kerne verschmelzen im 17.—24. Jahre.

Auch die Tibia und Fibula ossifizieren von der Diaphyse aus gegen Ende des zweiten Monats. In ihren bei der Geburt noch knorpeligen Epiphysen treten im 1.—3. Jahre Knochenkerne auf. Zwischen dem 18. und 20. Jahre synostosieren die Epiphysenkerne mit denen der Diaphyse, und zwar zuerst die distalen, dann die proximalen.

Die schon im zweiten Monate knorpelige Patella entwickelt ihren Knochenkern im 1.—3. Jahre.

Von den Fußwurzelknochen ossifizieren der Calcaneus im sechsten, der Talus im siebenten Monat vor der Geburt und ebenso das Cuboid; im 1.—4. Jahre das Naviculare und die Cuneiformia. Zum Calcaneus kommt noch ein zwischen dem sechsten und zehnten Jahre auftretender Nebenkern, der mit ihm nach der Pubertät verschmilzt.

An den Metatarsalien und Zehenphalangen läuft die Verknöcherung im wesentlichen, nur etwas später, in derselben Weise wie an der Hand ab und beginnt von der medialen Fußseite aus. Die nicht selten knorpelige und synostotische Verschmelzung der zweiten und dritten Phalanx der fünften Zehe des Menschen weist auf eine Verkümmerung der kleinen Zehe der Kulturrassen infolge von mangelhaftem Gebrauche hin.

Überzählige Knochenelemente im Carpus und Tarsus sowie überzählige Phalangen (Hyperphalangie) (ὑπέρ = über, φάλαγξ = Fingerglied) sind nicht gerade selten und zum Teil, wie beispielsweise das Os trigonum am Calcaneus, durch selbständig gebliebene Knochenkerne bedingt. Auch Vermehrung der Finger und Zehen beobachtet man bei Menschen und Tieren (Hyperdaktylie (δάκτυλος = Finger, ebenso wie die Verminderung (Hypodaktylie) durch Verwachsung (Syndaktylie) oder mangelnde Anlage (Agenesie). Die bei Spalthufern und auch beim Pferde beobachtete Hyperdaktylie darf aber nicht schlechtweg als Rückschlag zur pentadaktylen Stammform betrachtet werden, sondern ist meist eine durch Verdoppelung eines Fingers oder einer Zehe bedingte Mißbildung. Echte Atavismen an Hand und Fuß der Spalt- und Einhufer durch Ausbildung längst abortiv gewordener Zehen oder Finger gehören zu den allergrößten Seltenheiten (atavistische Hyperdaktylie). Ein Fall von Anlage des Daumens oder der großen Zehe ist beim Pferdeembryo überhaupt noch nie beobachtet worden.

## 4. Entwicklung der Gelenke.

Die im Bindegewebe angelegten knorpeligen und knöchernen Skeletteile bleiben durch Bindegewebsreste von derber und faseriger Struktur, die sich zu besonderen Bändern umwandeln, miteinander in Verbindung.

Die einfachste Art der Bindegewebs- oder Knorpelverbindung zweier Knochen, die Syndesmose und Synchondrose, kann sich an Regionen mit beschränkter Beweglichkeit zeitlebens erhalten. An anderen Stellen bildet sich, wie z. B. in der Symphysis sacro-iliaca, ein Halbgelenk. An wieder anderen, mit freierer Beweglichkeit begabten Gebieten des Skelets, bildet sich eine kompliziertere Art der Gelenkverbindung als Synarthrose aus. Anfänglich zwischen

Knochen vorhandene Syndesmosen oder Synchondrosen können nachträglich verknöchernd zu Synostosen werden.

Das zellenreiche, an Stelle der späteren Gelenkhöhle zwischen den knorpeligen Skeletteilen gelegene Gewebe, die Zwischenschicht, schwindet und die Gelenkenden berühren sich dann gegenseitig. Gleichzeitig haben sich noch, ehe eine Gelenkhöhle entstanden ist, die typischen Formen der Gelenkenden schon mehr oder weniger an dem noch unbeweglichen Gelenke ausgebildet (Fig. 342).

Da zu dieser Zeit die Muskeln noch nicht funktionsfähig sind, können sie auch nicht durch ihre Kontraktionen die Gelenkenden durch gegenseitiges Abschleifen und gegenseitige Anpassung infolge der durch die Muskelkontraktionen gegebenen Verschiebung während des Embryonalzustandes auf mechanische Weise bilden, wie früher irrigerweise angenommen wurde.

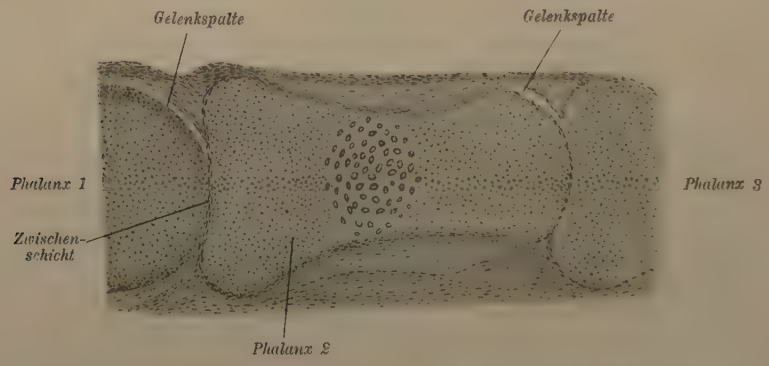



Fig. 342. Medianschnitt durch den Mittelfinger eines 7 cm langen menschlichen Embryo mit eben beginnender Bildung der Gelenkspalten auf der Streckseite. Nach Schulin.

Die für jedes Gelenk eigentümliche Gestaltung der Gelenkenden im Embryo ist vielmehr eine ererbte.

Nach Schwund der die knorpeligen Gelenkenden trennenden Zwischenschicht tritt eine schmale Spalte, die erste Anlage der primitiven Gelenkhöhle auf. Sie trennt die auch nach der Verknöcherung noch von einem dünnen unverbrauchten Knorpelrest überzogenen Gelenkenden und wird nach außen durch das von einem Skeletteil zum anderen verlaufende und sich in deren Periost fortsetzende Bindegewebe umschlossen. Dieses scheidet sich in eine äußere derbe, fibröse Lage, die Gelenkkapsel, und eine innere, der Gelenkhöhle zugewendete, gefäßreichere und weichere Lage, die Synovialhaut, welche die Bildung der Gelenkschmiere übernimmt. Fortsätze derselben, die Synovialzotten oder -falten sind Reste des unverbrauchten, zwischen den Gelenkenden gelegenen Zwischengewebes. Die Hilfs- oder Verstärkungsbänder sind

durch funktionelle Inanspruchnahme verdickte oder selbständig gewordene Faserbündel der Gelenkkapsel.

Zwischen inkongruenten Gelenkenden können sich beträchtliche Überbleibsel der intermediären Zwischenschicht erhalten und sich in ein derbes Fasergewebe umwandelnd zu Zwischengelenksknorpeln oder Menisken werden. Entweder teilen sie dann, wie eine Scheidewand, die Gelenkspalte in zwei Unterabteilungen (Kiefergelenk) oder schieben sich, falls sich die Gelenkenden streckenweise berühren und nur teilweise durch Zwischengewebe getrennt sind, keilartig von der Gelenkkapsel aus in die Gelenkhöhle vor und trennen so dieselbe in Unterabteilungen, die mit der eigentlichen Höhle kommunizieren (halbmondförmige Knorpel des Kniegelenkes).

Die Gelenkknorpel des Kiefergelenkes treten an der Fossa glenoidalis des Schläfenbeines und an dem Processus condyloideus des Unterkiefers unabhängig von dem übrigen Knorpelskelet auf.

Im Laufe des vierten Monates sind beim menschlichen Embryo sämtliche primitive Gelenke angelegt.

Die einmal angelegten primitiven Gelenke werden durch Knorpel- und Knochenwachstum weiter ausgebildet und durch den Einfluß der Muskeltätigkeit nach der Geburt gleichsam noch ausgeschliffen und zu den fertigen Gelenken umgewandelt. Wo sich Sehnen eng mit der Gelenkkapsel verbinden, können sich Sesambeine aus der Peripherie der Zwischenschicht bilden, deren knorpelige Anlage erst relativ spät nach der Geburt erfolgt.

## IV. Die Entwicklung des Harn-Geschlechtsapparates.

Die Organe des Harn-Geschlechtsapparates gehen aus gemeinsamer Anlage hervor und bleiben zeitlebens durch die Verbindung ihrer Ausführungsgänge in engster anatomischer und physiologischer Beziehung zueinander. Die Aufeinanderfolge von drei nacheinander entstehenden Nierensystemen und die Rückbildung mehr oder minder umfangreicher Teile der Anlage des Geschlechtsapparates gestalten die Entwicklung des Harngeschlechtsapparates bei den Amnioten sehr eigenartig.

### 1. Die Entwicklung des Harnapparates,

soweit dieser aus der Vorniere und Urniere sowie aus dem primären Harnleiter besteht, darf aus der auf S. 134 gegebenen Darstellung als bekannt vorausgesetzt werden.

Auf der Höhe ihrer Entwicklung (Fig. 105) reichen die rechts und links vom Darme gelegenen sehr umfangreichen Urnieren aus der Halsregion bis in die Beckenregion. Ihr Ausführungsgang, der pri-

märe Harnleiter oder Urnierengang (Wolffscher Gang), mündet beiderseits in die Kloake.

Durch den auf der Bauchseite des Embryos kopfwärts vorwachsenden Rand der hinteren Darmpforte wird die Allantois U-förmig von dem mit ihr kommunizierenden Hinterdarm abgebogen (Fig. 143 *B*) und bei dem Verschluß des Leibesnabels in den außerhalb der Bauchhöhle gelegenen Teil (beim Menschen das Allantoisrudiment), die Exoallantois (ἔξος = außen), und in den röhrenförmigen, innerhalb der Bauchhöhle mit dem Hinterdarme zusammenhängenden Teil, die Endoallantois (ἔνδος = innen), mit dem Urachus geschieden.

Die überraschenden Angaben, nach welcher sich die Nach- oder Dauerniere, der Metanephros (μετά = nach, νέφρος = Niere) aus zwei ursprünglich voneinander unabhängigen Anlagen entwickelt, sind durch neuere Untersuchungen verständlich geworden.

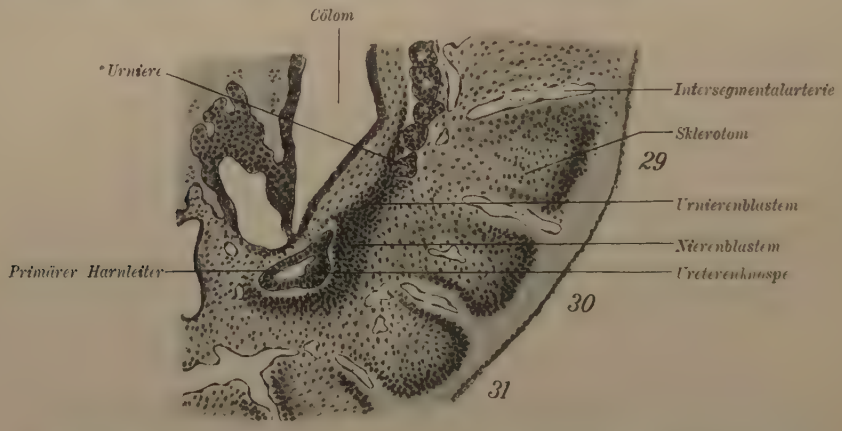



Fig. 343. Kaudales Ende der Urniere mit der Anlage der Ureterknospe. Kaninchenembryo. Nach Schreiner. Vergr. etwa 60 : 1.

Hinter dem letzten kaudalen Urnierenkanälchen besteht noch ein Blastemrest, der z. B. bei dem Kaninchen von dem kaudalen Urnierenpol bis zur Mündungsstelle des primären Harnleiters in die Kloake am Anfange des 32. Urwirbels reicht (Fig. 343). Der beim Kaninchen etwa im Bereiche des 30. Urwirbels gelegene Teil des Urnierenblastems geht zugrunde. Das im Bereiche des 31. und 32. Urwirbels gelegene Nierenblastem aber wird zur Bildung des sezernierenden Teiles der Nachniere verwendet.

Es besteht aus dicht gelagerten, sich intensiv färbenden Zellen mit zahlreichen Kernteilungsfiguren, liegt an der medialen Seite des primären Harnleiters und geht mit seiner Peripherie ohne scharfe Grenze in das umgebende Mesenchym über. Bei Kaninchenembryonen dieses Entwicklungsstadiums und bei menschlichen Embryonen von

5—8 mm aus der vierten Woche stülpt sich zwischen dem 31. und 32. Urwirbel aus dem dicht über seiner Mündung spindelförmig erweiterten primären Harnleiter dorsalwärts die Ureterenknospe (οὐρητήρ = Harnleiter) aus, welche das Material für die ausleitenden Wege der Nachniere liefert (Fig. 343 und 344).

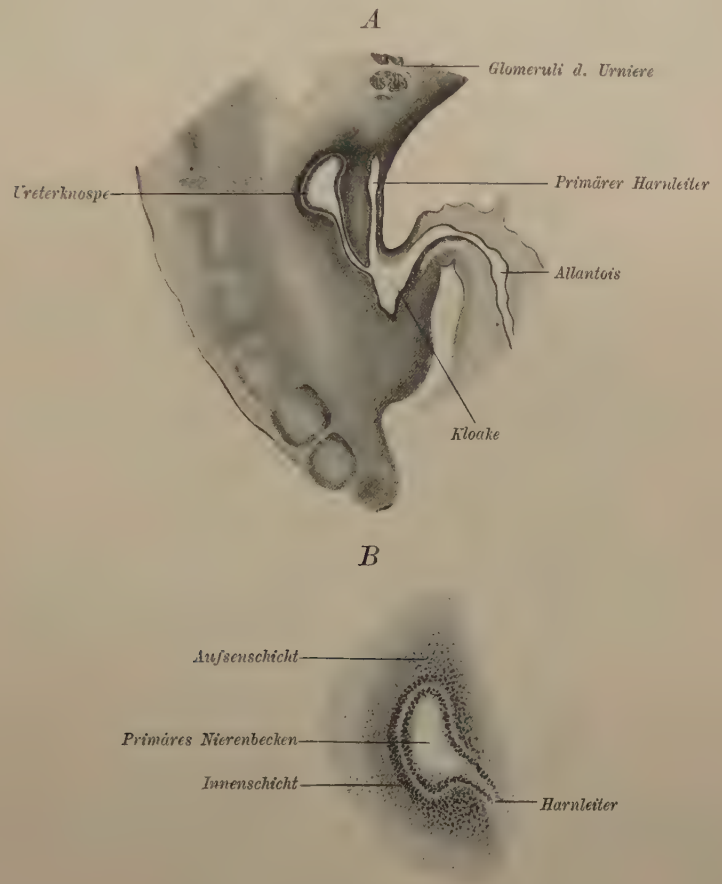



Fig. 344 *A*. Längsschnitt durch die Nachnierenanlage eines Schweineembryos von 11 mm Länge. Vergr. ca. 50:1. *B*. Die Nachnierenanlage desselben Embryos stärker vergrößert. Vergr. etwa 120:1

Die Ureterknospe sondert sich in einen Stiel, den bleibenden Harnleiter oder Ureter und in ein ihm aufsitzendes endständiges Bläschen, das primäre Nierenbecken.

Bei der Bildung der Ureterknospe und des primären Nierenbeckens wird auch das Nachnierenblastem mit ausgestülpt und von dem Urnierenblastem getrennt. Es überkleidet nun als eine einheitliche Kappe die Ureterenknospe bis zum Beginne des Harnleiters und läßt (bei menschlichen Embryonen der

fünften Woche) eine dichtere kernreiche Innen- und lockere Außenschicht erkennen.

In diesem Entwicklungsstadium besteht also die Nachnierenanlage

1. aus dem Stiel der Ureterenknospe, dem sekundären Harnleiter oder Ureter,
2. aus der Hohlknospe selbst oder der Anlage des primären Nierenbeckens, dessen Epithel das ableitende Kanalsystem der Nachniere, die Sammelröhren und die Ductus papillares liefert,

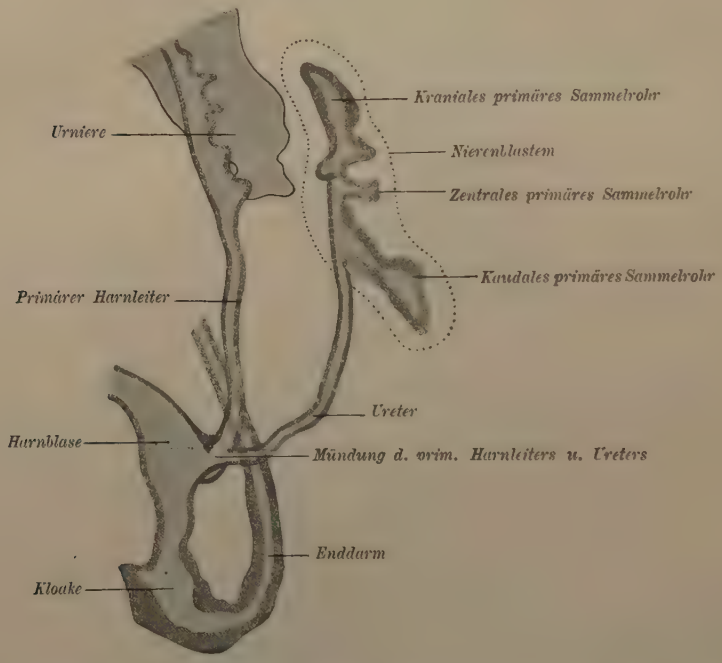



Fig. 345. Profilkonstruktion der Nierenanlage eines menschlichen Embryos von 11,5 mm Länge. Nach Schreiner. Vergr. etwa 50:1.

3. aus dem diese Knospe kappenartig umhüllenden Nierenblastem, das sich bei menschlichen Embryonen aus der fünften Woche in eine epitheliale Innen- und eine mesenchymatöse Außenschicht gesondert hat.

Die ganze Anlage mit allen ihren Teilen wird nun als Nachnieren- oder kurzweg Nierenknospe bezeichnet.

Während des weiteren Auswachsens des Ureters flacht sich die dorsale Seite der Nachnierenknospe, sobald sie die Wirbelsäule erreicht hat, etwas ab. Gleichzeitig wächst das primäre Nierenbecken in einen kranialen und kaudalen Schenkel aus. Unter beständiger Verlängerung des Harnleiters verlagert sich die Niere rechts und links von der

Wirbelsäule immer weiter kopfwärts. Das primäre Nierenbecken nimmt an Geräumigkeit zu und dreht seine dorsale Wand seitwärts, seine ventrale einwärts. So erreicht die Niere schon bei menschlichen Embryonen von 12—13 mm ihre bleibende Lage.

Bei menschlichen Embryonen von 32—33 Tagen und etwa 10—12 cm Länge bildet das primäre Nierenbecken einen kaudalen und einen kranialen Blindsack, die kaudale und kraniale primäre Sammelröhre (Fig. 345). Zu diesen gesellen sich bei Embryonen von 11,5 cm Länge noch zwei zentrale primäre Sammelröhren.

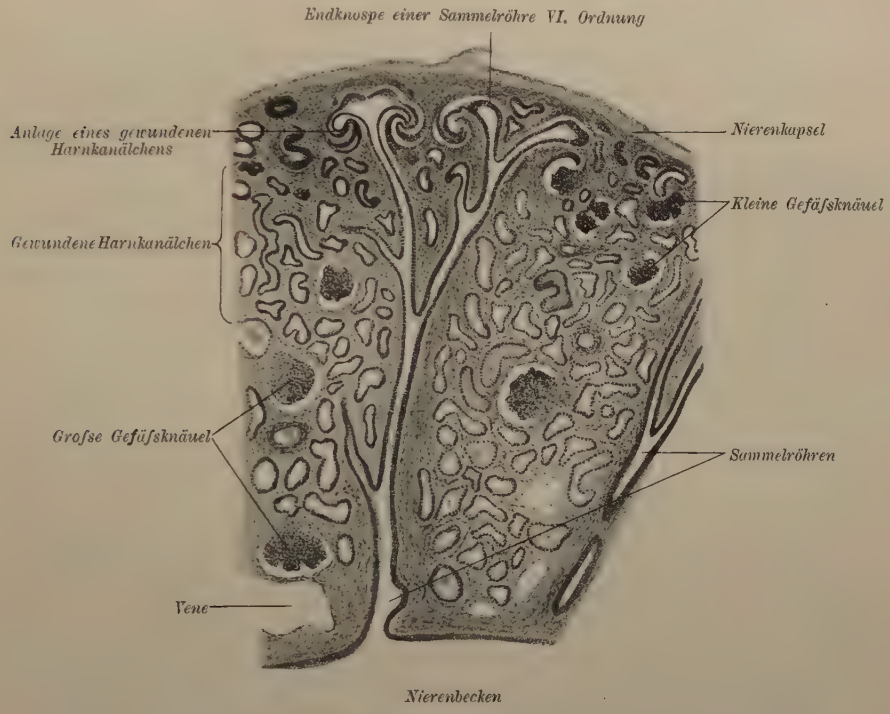



Fig. 346. Schnitt durch die Nierenanlage eines Schweineembryos von 6,2 cm Länge. Vergr. etwa 50 : 1.

Aus diesen primären oder Sammelröhren I. Ordnung entstehen dann durch wiederholte Teilung 12—13 weitere Generationen von Sammelröhren. Mit der Bildung der letzten Generation oder der terminalen Sammelröhren ist die Anlage der ausleitenden Nierenkanälchen bei menschlichen Embryonen im fünften Monate in der Regel beendet.

Während durch die Bildung und Vermehrung der Sammelröhren die Nierenanlage sich beträchtlich vergrößert, wird durch die radiär auswachsenden Sammelröhren das Nierenblastem

in einzelne, den blinden Enden der Sammelröhrenbüschel kappenartig aufsitzende Teile zerlegt. Aus deren Innenschicht entsteht der sekretorische Teil der Niere, die Harnkanälchen, aus ihrer Außenschicht das Nierenbindegewebe.

Die Entwicklung des sekretorischen Teils der Niere oder der Harnkanälchen beginnt schon bei menschlichen Embryonen von 2 cm Länge, lange bevor die Entwicklung der Ureterverzweigung mit der Bildung der terminalen Sammelröhren abschließt.

Die Vermehrung der Sammelröhren und die Anlage und Vermehrung der Harnkanälchen geschehen gleichzeitig.

Meist legen sich zwei Harnkanälchen gleichzeitig an, indem sich aus der Blastemkappe ganz wie bei der Anlage der Urniere epitheliale Kugeln sondern, deren Zellen sich radiär stellen. Die Kugeln werden dann wie in der Urniere zu Bläschen, zu den Nierenbläschen. Diese strecken sich zu S-förmig gebogenen Röhrchen, die sich in die Anlage des Harnkanälchens und in die Anlage der Bowmanschen Kapsel gliedern (Fig. 347 *A*). Nun bricht das Kanälchen in den Ampullenhals durch (menschliche Embryonen von 2,5 cm) und setzt somit den sekretorischen Apparat mit den Verzweigungen des ableitenden Apparates in Kommunikation.

Die Sonderung von Zellenkugeln und Harnkanälchenanlagen aus dem Nierenblastem wiederholt sich parallel der Ausbildung der verschiedenen Generationen von Sammelröhren in mehrfacher Schichtung. Dabei wird das noch nicht zur Bildung von Harnkanälchen verbrauchte und wuchernde Nierenblastem durch die neugebildeten Kanälchen immer wieder peripher verschoben und immer wieder in neue Harnkanälchen umgewandelt. Die jüngsten Kanalanlagen liegen demnach am meisten peripher, die ältesten zentral um das Nierenbecken herum (Fig. 346).

An den S-förmig gebogenen sich verlängernden Harnkanälchen unterscheidet man (Fig. 347) einen oberen in das Sammelrohr mündenden Bogen, ein Mittelstück und einen unteren Bogen, in welchen das Mittelstück in scharfer Knickung übergeht. Der untere Bogen hat die Form eines Löffels mit hohler Wand und hohlem gegen die Löffelmulde vorspringendem Stiele. Das aus dem oberen Bogen- und Mittelstück bestehende „Hauptkanälchen“ sondert sich in die Länge wachsend in ein in das Sammelrohr mündendes Verbindungsstück, in das Schaltstück, in die Henlesche Schleife, in den Tubulus contortus und endlich in die Bowmansche Kapsel.

Die ersten Gefäßknäuel oder Glomeruli finden sich bei 3 cm langen menschlichen und etwa $2^1/_2$ cm langen Schweine- und Schafembryonen, die letzten Glomeruli und Harnkanälchen entwickeln sich beim Menschen sieben Tage nach der Geburt. Infolge der Schichtung

der verschiedenen Generationen der Harnkanälchen müssen auch die Gefäßknäuel in Schichten liegen.

Die aus dem Gefäßknäuel und der Bowmanschen Kapsel bestehenden Malpighischen oder Nierenkörperchen entstehen aus dem löffelförmig verbreiterten unteren Bogen und dem Mittelstück der S-förmig gekrümmten Kanalanlage. In die Spalte zwischen dem Mittelstück und dem unteren Bogen wuchert Mesenchym ein, in welchem die ersten Gefäßschlingen sichtbar werden. An ihnen kann man sehr bald ein Vas afferens, ein System kapillarer Schlingen und ein Vas efferens unterscheiden. Damit ist der Glomerulus gegeben.

Die älteren zentral gelegenen Glomeruli sind stets größer als die peripheren jüngeren, ein Gegensatz, der sich erst gegen Ende des ersten Lebensjahres ausgleicht.

Außerdem fallen aber schon während der ersten Embryonalmonate beim Menschen, Schwein und Rinde exzessiv wachsende, zentral gelegene Glomeruli (Fig. 346) auf, die aber später wieder spurlos verschwinden.

Nachdem die Bowmansche Kapsel den Glomerulus vollkommen umwachsen hat, flachen sich ihre Epithelien auf den Glomerulusschlingen und auf der inneren Fläche der Kapselwand ab.

Der Scheidung in die fünf aus dem oberen Bogen hervorgehenden Abschnitte eines Harnkanälchens entspricht auch die histologische Sonderung ihres Epithelbelages. Sie schreitet von den Malpighischen Körperchen aus peripher vor und veranlaßt die Ausbildung der für die einzelnen Kanalabschnitte eigentümlichen Epithelbeläge. Nach der Geburt wachsen die Tubuli contorti noch beträchtlich in die Länge und Weite und bilden dann die äußerste glomerulusfreie Rindenschicht der Niere (Cortex corticis).

Die zentrale Grenze der Rinde gegen das Mark wird durch die innerste Schicht der Glomeruli, die periphere durch die schon im zweiten Monate auftretende Nierenkapsel gebildet. Die Marksubstanz wird erst durch das Längenwachstum der noch vorhandenen Sammelröhren und durch die Ausbildung der Henleschen Schleifen gegen Ende des vierten Embryonalmonates beim Menschen fertig gestellt. Durch die bei menschlichen Embryonen von 9—13 cm Länge radiär aus der Pyramidenbasis austretenden Sammelröhren leitet sich die Bildung der Markstrahlen ein und nimmt bis zur Geburt zu.

Die Papillen entstehen durch Längenwachstum der Sammelröhren mittlerer Ordnung — die inneren sind zur Ergänzung des Nierenbeckens verbraucht — bei menschlichen Embryonen von 19—30 cm Länge. Die anfangs schmalen Papillen nehmen durch die immer zahlreicher einwachsenden Henleschen Schleifen rasch an Dicke zu. Die auf den Papillenspitzen mündenden Sammelröhren heißen nun Ductus papillares.

Bei einfachen unipapillaren Nieren (z. B. beim Pferde und Kaninchen) liegt die Bildungszone der Harnkanälchen in fächerförmiger Anordnung einheitlich nur in der Peripherie der Niere. Bei den zusammengesetzten multipapillaren Nieren (z. B. beim Schweine, Rinde und Menschen) zerfällt die Bildungszone allmählich in mehrere kappenartige Teilzonen, deren Ränder bis zum Nierenbecken herunterreichen und so die Niere in einzelne Renculi scheiden.

Da sich beim Menschen zwei bis vier Sammelröhren I. Ordnung bilden, so besteht die menschliche Niere auch nur aus maximal vier Sammelrohrsystemen. Jedes der vier Sammelrohrsysteme bildet zu-

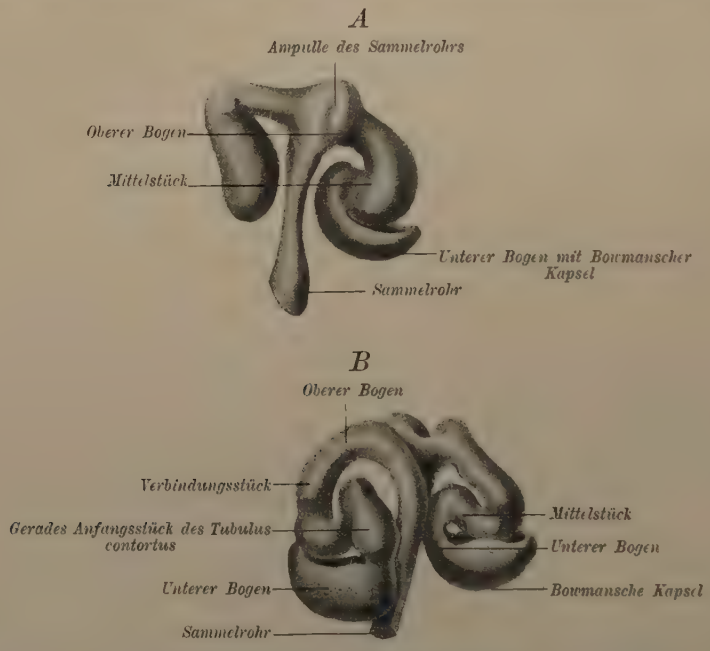



Fig. 347 *A* und *B*. Zwei Modelle der Anlage der Harnkanälchen von menschlichen Embryonen. Nach Störk. Vergr. etwa 300 : 1.

sammen mit seiner Rindenkappe eine primäre Nierenpyramide (Embryonen der 9.—10. Woche). Die radiäre Anordnung der einzelnen Sammelrohrsysteme und ihre Entfaltung an den freien Seiten der Pyramiden bedingt die konkave Krümmung der Nierensubstanz um das Nierenbecken. Ebenso bleiben zwischen den primären Pyramiden bis zum Sinus renalis herabreichende Mesenchymreste, neben welchen die Neubildungszonen der Harnkanälchen als primäre Columnae corticales bestehen. Gleichzeitig bedingen die primären Pyramiden an der Nierenoberfläche eine Lappung (siehe Fig. 361), deren Trennungsfurchen auf dem Schnitte den primären Columnae entsprechen.

Durch die Bildung neuer sekundärer und tertiärer Columnae

werden die primären Pyramiden in sekundäre, tertiäre usw. zerlegt und die Zahl der Nierenlappen steigt parallel der weiteren Entwicklung.

Das enge primäre Nierenbecken wird zum geräumigen Becken der fertigen Niere einmal durch die Umbildung der primären Sammelröhren zu den Calyces majores und weiter durch die Einbeziehung der stark erweiterten, an diese anschließenden Sammelröhren II.—IV. Ordnung, welche sich zu den Calyces minores umbilden.

Das ernährende und stützende Bindegewebe und die Nierenkapsel entstehen aus der Mesenchymschicht des Nierenblastemes. Die Glashäute der Harnkanälchen und Sammelröhren sowie die Wände der Bowmanschen Kapseln werden nach Art der Basalhäute gebildet. Die glatte Muskulatur der Niere geht aus deren Mesenchym hervor.

Die Nierenarterien entstehen erst, nachdem die Nieren ihre definitive Lage erreicht haben. Die primitiven Nierenvenen schwinden gleichzeitig mit der Ausbildung der Nierenarterie und werden durch eine Queranastomose der hinteren Kardinalvenen, die bleibende Nierenvene, ersetzt.

Während die normalen Nieren ihre definitive Lage in der Lendenregion haben, bleiben mit ihren kaudalen Polen verschmolzene sogenannte „Hufeisennieren" stets an der Teilungsstelle der Aorta in die A. iliacae liegen. Zu ihrer Bildung disponiert die bei menschlichen Embryonen von 1,9 cm bis zur Berührung genäherte Stellung der beiden unteren Nierenpole, die sich erst später wieder voneinander entfernen. Außerdem kennt man einseitige und, natürlich das Leben ausschließende, beiderseitige Nierendefekte. Doppelte Ureteren erklären sich aus der Anlage einer doppelten Ureterenknospe.

Es wird als unwahrscheinlich betrachtet, daß die Urniere und Nachniere im embryonalen Leben der Amnioten als Harnorgane funktionieren, da z. B. beim Menschen überhaupt keine blasenförmige Allantois und auch keine Harnblase in der ersten Zeit vorhanden und der Sinus urogenitalis erst bei 14 mm langen Embryonen nach außen eröffnet ist. Trotzdem fehlen Stauungserscheinungen des Harnes. Ferner beweisen nierenlose Embryonen die Möglichkeit intrauterinen Wachstums auch ohne Nierenfunktion. Die Ausscheidung der im Wasser löslichen stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukte muß somit im Bereiche der Allantois oder im Gebiete des früh entwickelten Chorionkreislaufs und später in der Placenta durch die Nabelgefäße geschehen. Bei Schweineembryonen von 1 cm Länge ab finde ich aber sowohl in den Urnieren- wie bei solchen von 8 cm in den Nierenkanälchen reichliches Sekret. Die Frage nach der Funktion der Urnieren und der embryonalen Nieren bedarf bei den einzelnen Typen noch eingehender Untersuchung.

## Die Entwicklung der Harnblase.

Die Harnblase der Amnioten ist keine einheitliche Bildung, sondern entsteht zum größeren Teil aus der Kloake, zum kleineren Teil aus der Endoallantois und aus den in die Harnblasenwand einbezogenen Mündungsstücken der Ureteren.

Unter einer Kloake versteht man den (Fig. 345 und 348) vor der Schwanzwurzel gelegenen und anfänglich durch die Kloakenhaut geschlossenen Raum, in welchen der End- und Schwanzdarm, die Endoallantois, die primären und später die sekundären Harnleiter münden. Nach dem späteren Durchbruche der Kloakenhaut können

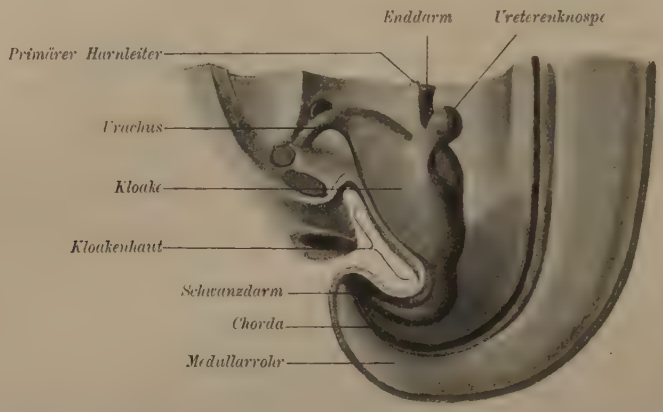



Fig. 348. Modell der Kloake eines menschlichen Embryos von 6,5 mm. Nach Keibel.

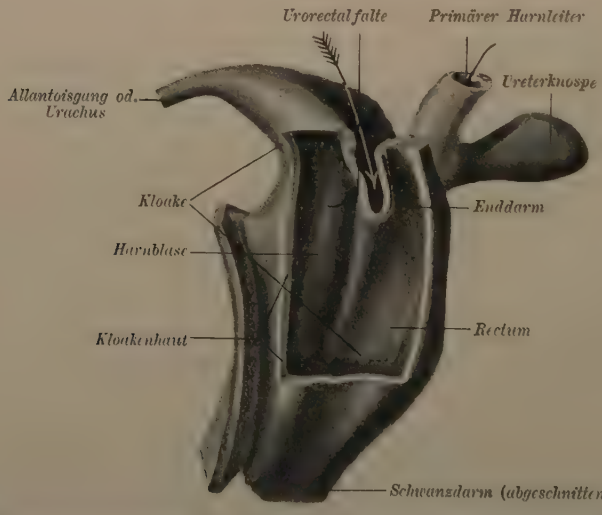



Fig. 349. Modell der Sonderung der Kloake in Harnblase und Mastdarm von einem etwas älteren menschlichen Embryo. Nach Keibel. Die Mündung des primären Harnleiters in der Kloake ist durch eine feine Sonde markiert.

durch die Kloake Kot, Harn und Geschlechtsprodukte nach außen entleert werden. Eine solche bei Amphibien, Reptilien und Vögeln zeitlebens bestehende Kloake findet sich auch bei den Monotremen. Bei den über den Kloakentieren stehenden Säugern tritt die Sonderung in den After und in eine Harngeschlechtsöffnung ein.

Die Kloake wird durch eine in kaudaler Richtung einspringende und vorrückende Bogenfalte, die Urorectalfalte (οὖρον = Harn,

Fig. 350. Querschnitt durch die Beckenregion des menschlichen Embryos von 1,9 cm (Fig. 126). Vergr. etwa 70 : 1 mit Urogenitalfalten und primärem Harnleiter. Von dem Müllerschen Gang ist nur das Kopfende angelegt (siehe Fig. 360); der Gang ist deshalb nicht in diesen Schnitt gefallen.

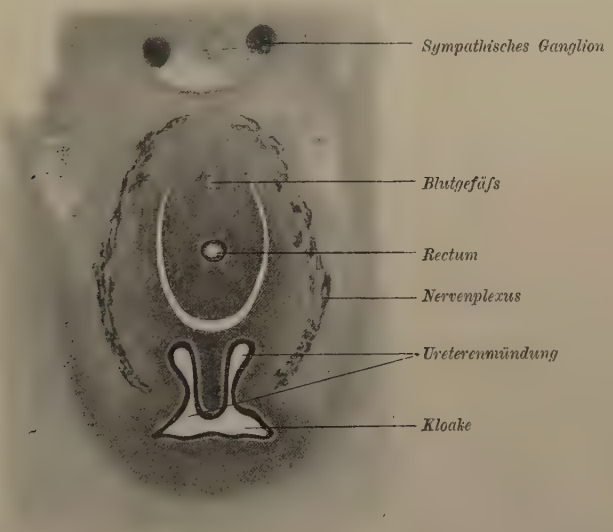



Fig. 351. Querschnitt durch die Einmündungsstelle der beiden Ureteren in die Harnblase bei dem menschl. Embryo von 1,9 cm in Fig. 126. Vergr. etwa 70 : 1.

rectum = Enddarm) in einen dorsalen Teil, den End- oder Mastdarm, und in einen ventralen Teil, den Kloakenrest, geschieden (Fig. 349). Die beiden Schenkel dieser Falte buchten rechts und links

die seitliche Kloakenwand ein, nähern sich einander und verwachsen, sich mit ihren Scheiteln erreichend, zu einer frontal gestellten Scheidewand, zum Septum urorectale (menschliche Embryonen von 32 mm). Aus dem Kloakenrest entsteht beim Menschen nur der Blasenscheitel mit dem Urachus. Der untere Teil der vom Mastdarme abgetrennten Harnblasenanlage wird zur Harnröhre, die in den Sinus urogenitalis, den gemeinsamen Raum zur Aufnahme der Harnröhrenmündung und des Sinus genitalis führt. Schon vor der Scheidung in Mastdarm und Blase vollziehen sich auch histologische Sonderungen im Kloakenepithel, dessen Zellen in dem Gebiete des Enddarmes prismatisch bleiben, im Blasengebiete sich aber abflachen.

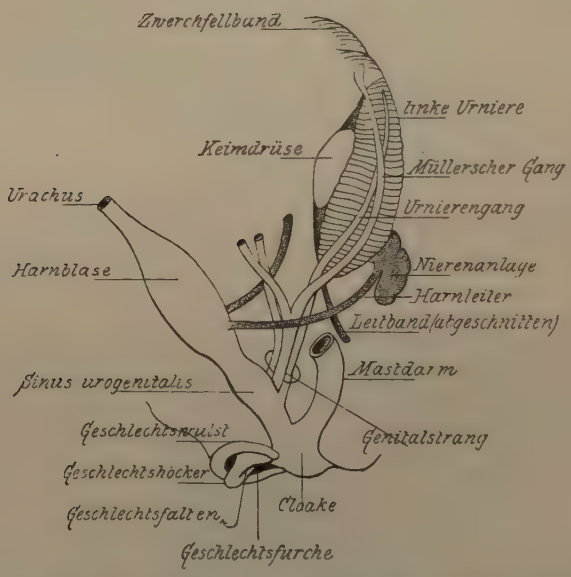



Fig. 352. Schema der Sonderung der indifferenten Anlage des Harngeschlechtsapparates und Entstehung der Harnblase sowie des Sinus urogenitalis.

Bei zweimonatigen menschlichen Embryonen von 15,0 cm Länge ist die Scheidung im Mastdarm und Blase vollzogen.

Beim Menschen münden die primären Harnleiter zuerst dicht neben dem kaudalen Rande der Kloakenmembran in die Kloake. Später wird ihre Mündung dadurch dorsal verschoben, daß der ventral von ihnen gelegene Teil stärker als das Blasendach wächst (Fig. 348).

Während der Aufteilung der Kloake in Blase und Mastdarm vollzieht sich die Trennung der Ureterenmündung von der Mündung der primären Harnleiter dadurch, daß der Stiel der Ureterenknospe von der medialen Seite des primären Harnleiters auf dessen laterale Seite verschoben wird (Fig. 370). Nach Beendigung dieser Verschiebung erweitern

sich die Mündungsstücke der Ureteren und werden teilweise zur Ergänzung der Harnblasenwand verwendet.

Durch Auswachsen des zwischen der Mündung des primären Harnleiters oder Urnierenganges und des Ureters derselben Seite gelegenen Wandstückes der Harnblasenanlage wird die Ureterenmündung beiderseits kopfwärts verlagert (Fig. 352). Das zwischen den Mündungen beider Ureteren und der Mündung der primären Harnleiter gelegene Gebiet der Blasenwand wird zum Trigonum vesicae.

Zwischen der achten und neunten Woche setzt sich bei menschlichen Embryonen die erweiterte Harnblasenanlage durch eine seichte Ringfurche von dem Sinus urogenitalis ab (Fig. 352).

Die Harnblase nimmt nun Schlauch- oder Spindelform an und behält sie bis zur Geburt bei. Zu der Epithelschicht der Harnblase gesellt sich die Mesenchymschicht, die sich in die Mucosa und in die Submucosa scheidet und bei menschlichen Embryonen von 3—4 cm schon deutliche glatte Muskelfasern als erste Andeutung der Muscularis vesicae enthält. Erst nach der Geburt wird der Beckenteil der Harnblase durch Füllung mit Harn kugelförmig. Der zum Leibesnabel ziehende und in den Nabelstrang eintretende Teil des Allantoisstieles, der Urachus (οὐραχός = Harngang im Nabel des Neugeborenen) schließt sich nach der Geburt und schrumpft zu dem mittleren Blasenband zusammen, welches den Blasenscheitel mit dem Nabel verbindet. Die beiden obliterierten Nabelarterien werden zu den seitlichen Blasenbändern (siehe Fig. 362).

In dem mittleren Blasenband können Epithelreste des Urachus unter Flüssigkeitsansammlung Cystenbildung veranlassen. In sehr seltenen Fällen kann der Urachus bei mangelhaftem Verschlusse des Leibesnabels nach der Geburt offen bleiben und der Harn durch ihn entleert werden.

## 2. Entwicklung des Geschlechtsapparates.

Der fertige Geschlechtsapparat besteht bekanntlich bei den männlichen wie weiblichen Amnioten und bei dem Menschen:

1. aus den paarigen Keimstöcken,
2. aus deren Ausführungsgängen, und
3. aus den Begattungsorganen.

Dazu kommen noch die akzessorischen Geschlechtsdrüsen sowie rudimentäre Anhangsorgane.

Der ganze Geschlechtsapparat mit seinen bei beiden Geschlechtern so verschieden gestalteten Organen geht sekundär aus einer primären gemeinsamen Anlage hervor. Sie besteht aus den beiden Keimstöcken, den beiden Urnieren, den primären Harnleitern und den Müllerschen Gängen (Fig. 352 und 354) und entsteht, abgesehen von den uns schon bekannten Urnieren und ihren Ausführungsgängen, den primären Harnleitern, in folgender Weise:

### a) Anlage der Keimstöcke.

Durch Verdickung des Cölomepithels an der medialen Seite der Urniere grenzt sich ein aus schlanken Prismenzellen bestehender Epithelstreifen, die Keim- oder Geschlechtsleiste ab. Unter dieser bildet das zuerst nur spärliche Mesenchym ein immer deutlicher in das Cölom vorspringendes Polster (Fig. 353). Später spricht man auch von einer Keim- oder Geschlechtsfalte.

In dem Epithelbelage der Keimfalte bemerkt man beim Kaninchenembryo von 13 Tagen, beim menschlichen Embryo von 22 mm und ebenso bei anderen Embryonen einzelne größere, hellere Zellen mit runden, bläschenförmigen Kernen, die Keimzellen, Urgeschlechtszellen oder Gonaden (γονάς = Mutter). Der Epithelüberzug der Keimfalte wird dadurch zum Keimepithel, das aus geschichtetem

Fig. 353. Querschnitt durch die Geschlechtsleiste eines Hundeembryo von 25 Tagen. Vergr. etwa 300 : 1.

Cölomepithel und Urgeschlechtszellen bestehend, sich scharf gegen das übrige flache Cölomepithel abgrenzt.

Die Keimfalte verdickt sich zum Keimstock.

Das Keimepithel bedeckt nur den mittleren Teil der Geschlechtsleiste; der mehr kranialwärts und kaudalwärts gelegene Teil wird zum kranialen und kaudalen Bande des Keimstockes umgebildet (Fig. 354) und nur von gewöhnlichem Peritonealepithel bekleidet.

Während man früher die Keimzellen als modifizierte Cölomepithelien betrachtete, ergeben neuere Untersuchungen, daß sie sich schon bei der Furchung des Keimes von den somatischen Zellen sondern. Durch das fadenförmige Chromatinnetz ihrer Kerne und durch die körnigen Chondriosomen in ihrem Plasma, sowie durch bedeutendere Größe sind sie von den somatischen Zellen unterscheidbar und nach der Bildung der Keimblätter an sehr verschiedenen Körperstellen nachweisbar. Man findet sie bei jungen Embryonen des

Menschen am Mesenterium und in der Nähe des Müllerschen Ganges, und bei den Embryonen der Haie, Vögel und Säuger mit 6—15 Urwirbeln im Epithel des Darmes, vor allem im Hinterdarm. Von hier aus rücken sie dann in das Darmmesenchym, in das Mesenterium und in das Epithel an der Oberfläche der Geschlechtsleiste ein. Die Keimstöcke erhalten also ihre spezifischen Keimzellen von außen durch einwuchernde Sproße des Keimepithels, die Keimstränge, zugeführt.

Die ableitenden Wege der Keimstöcke werden als Reteblastem von dem Cölomepithel und als Sexual- oder Marksträngen vom

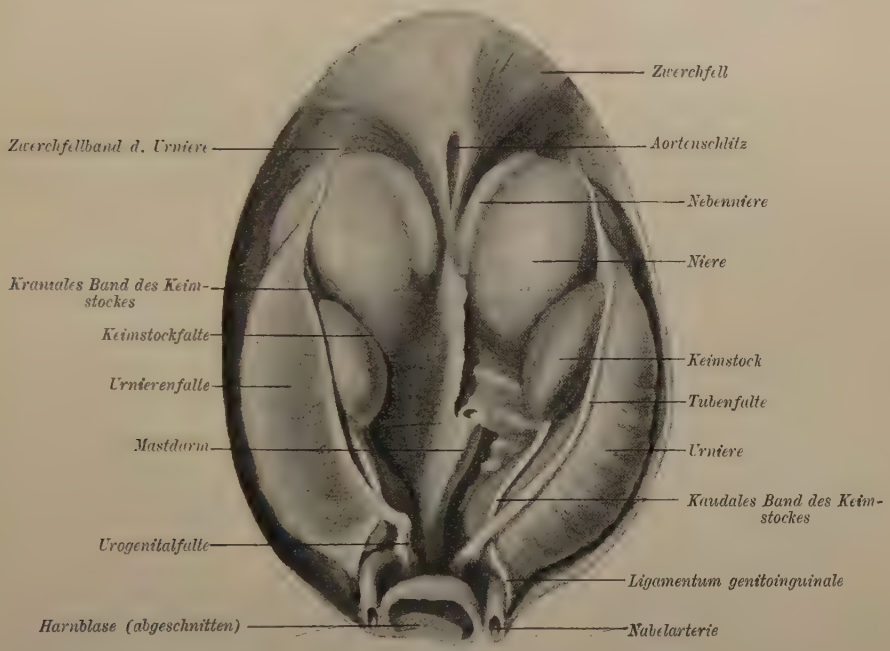



Fig. 354. Urogenitalanlage eines Schweineembryo von 6,2 cm Länge. Vergr. etwa 3:1.

Sexualteile der Urniere, d. h. von dem Teile der Urniere, welcher mit den Keimstöcken in dauernde Verbindung tritt, gebildet. Das Reteblastem besteht aus netzförmig sich verbindenden soliden kleinzelligen Strängen, die in den kranialen Pol der Keimstöcke einwuchern.

Je nachdem die Entwicklung zur Ausbildung eines männlichen oder weiblichen Keimstocks führt, sind die Schicksale dieser Teile verschieden.

Ehe wir zur Schilderung der speziellen Verhältnisse übergehen, sei noch ein kurzer Blick auf die Genitalanlage im allgemeinen geworfen.

Aus dem Epithel am Kopfende der Urniere entsteht neben dem primären Harnleiter eine trichterförmige Einstülpung (Fig. 360). Sie veranlaßt die Bildung eines Kanales, der sich vom primären Harnleiter trennt,

auf die Ventralseite der Urniere rückt und als Müllerscher Gang in den Sinus urogenitalis mündet (Fig. 352). Die beiderseitigen Müllerschen Gänge und die primitiven Harnleiter vereinigen sich mit ihren distalen Enden zu dem Genitalstrang. In diesem verschmelzen die Müllerschen Gänge von der Mitte ihres Verlaufes ab schweifwärts und umschließen eine gemeinsame Lichtung, den Sinus genitalis, der zwischen den getrennt bleibenden primären Harnleitern oder Urnierengängen auf einem Wulste, dem Müllerschen Hügel, in den Sinus urogenitalis mündet (Fig. 352 und 363).

Ein Teil dieser indifferenten Genitalanlage wird bei Entwicklung zum männlichen, ein anderer bei der Entwicklung zum weiblichen Geschlechtstypus weiter ausgebildet. Die nicht weiter entwickelten Teile bilden als Hemmungsbildungen rudimentäre Anhangsorgane des männlichen oder weiblichen Geschlechtsapparates.

### b) Männliches Geschlecht.

### Entwicklung des Hodens.

Bei Entwicklung des männlichen Geschlechtes wird die Keimstockanlage zum Hoden (Fig. 355). Die Keimstränge lösen sich von dem verdickten Keimepithel ab und werden durch eine Bindegewebsschichte, welche sich zur Albuginea testis verdichtet, bei den höheren Wirbeltieren dauernd von ihrem Mutterboden geschieden. Das Keimepithel flacht sich ab, bleibt aber noch längere Zeit nach der Geburt (sehr deutlich beim Hengstfohlen) als undurchsichtige, scharf begrenzte Platte von dem Epithel des Peritonealüberzugs des Hodens abgesetzt.

Die Keimstränge wachsen dann in die Länge und werden zu den Samenkanälchen, in denen die Keimzellen und die als deren Nährzellen funktionierenden Epithelien bei niederen Vertebraten deutlich, bei den Säugetieren und bei den Menschen bis zur Pubertät weniger gut oder gar nicht mehr zu unterscheiden sind.

Die Samenkanälchen schlängeln sich in die Länge wachsend und verbinden sich untereinander sowie durch kurze enge und gerade Verbindungsstücke, die Tubuli recti, mit den Strängen des Reteblastems (Fig. 356).

Die Keimzellen, Spermiogonien, vermehren sich langsam bis zur Pubertät, übertreffen an Zahl die Epithelien und bilden sie durch Kompression zu den Fußzellen um. Die weiteren Schicksale der Spermiogonien siehe S. 25.

Die Tubuli recti sind mit gleichartigem, niedrigem Epithel ausgezeichnet.

Das ganze Kanalwerk erhält bald eine von der Bindesubstanz des Hodens gelieferte Hülle mit aufliegenden flachen Sternzellen. Ebenso

liefert das Mesenchym des Hodens die schon erwähnte Albuginea, das Mediastinum und die Septula testis. In dem Bindegewebe zwischen den Hodenkanälchen auffallende große kugelförmige Zellen

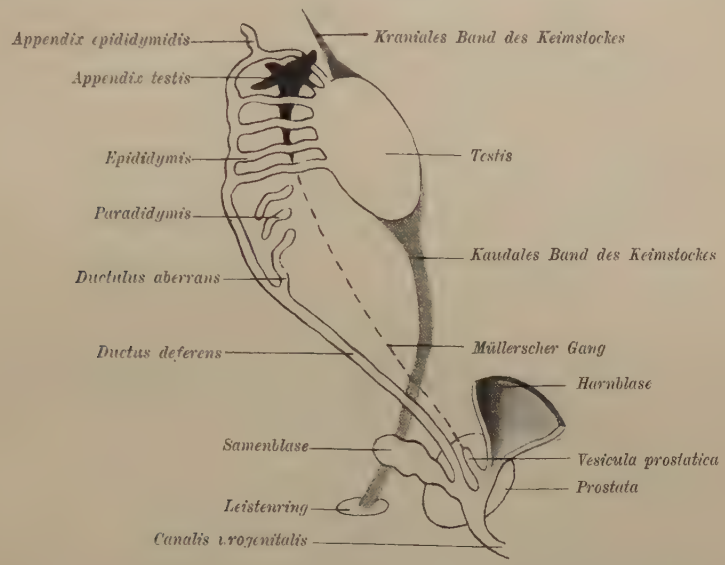



Fig. 355. Schema zur Entwicklung des männlichen Geschlechtstypus.

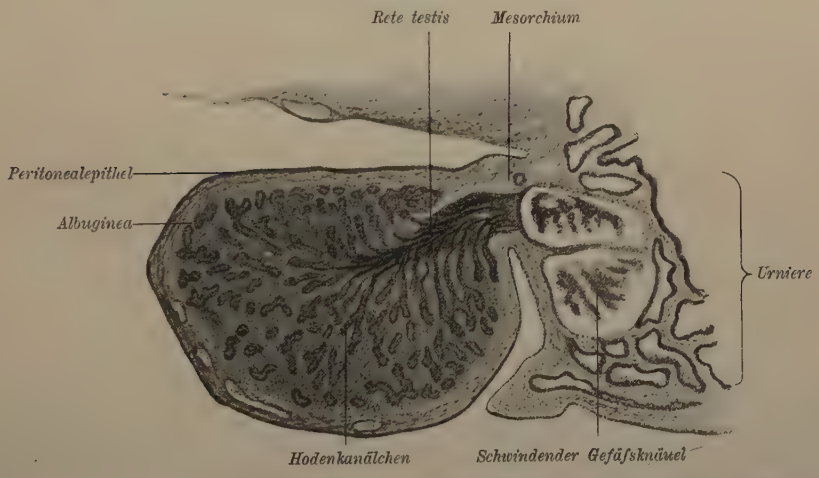



Fig. 356. Querschnitt durch den linken Hoden eines Schweineembryo von 6,2 cm Länge. Vergr. ca. 70:1.

mit chromatinarmen Kernen, die späteren polygonalen gelblich pigmentierten interstitiellen Hodenzellen, finden sich schon sehr früh bei den Embryonen aller darauf untersuchten Säugetieren und beim Menschen, fehlen aber im Mediastinum testis. Ihre Masse schwankt in den verschiedenen Entwicklungsperioden und steigt beim Eintritt der

Pubertät. Sie beeinflussen durch innere Sekretion das Knochenwachstum sowie die Ausbildung des Geschlechtsdimorphismus und schwinden erst im hohen Alter.

Der Hoden kennzeichnet sich schon sehr früh durch seine kugelige Form, rötliche Farbe und die im Querschnitte sehr deutliche Albuginea.

Mitunter kommen auch überzählige Hoden von wechselnder Größe bei Menschen und Säugetieren vor.

### Die ableitenden Wege des Hodens

bestehen aus dem Hodennetze oder Rete testis, ferner aus dem zum Nebenhoden umgewandelten Sexualteil der Urniere und aus dem zum Samenleiter gewordenen primären Harnleiter.

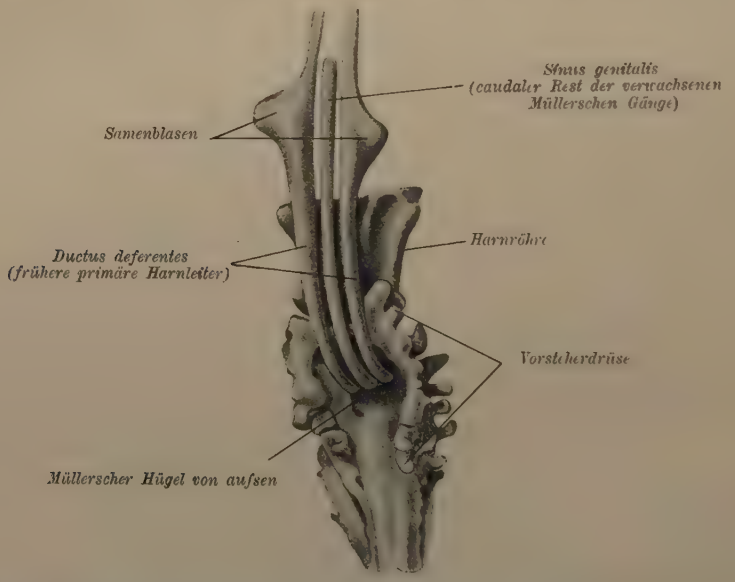



Fig. 357. Anlage der Vorsteherdrüse und der Samenblasen von einem menschlichen Embryo von 6 cm aus der Mitte des 3. Monats. Rekonstruktion der epithelialen Teile. Nach Pallin.

Die aus kleinen sich intensiv färbenden Zellen bestehenden Stränge des Reteblastems verbinden sich im Hoden untereinander und mit den Sexualsträngen, d. h. mit Zellsprossen, die ihnen von außen her als Wucherungen des wandständigen Epithels der im Sexualteil der Urniere gelegenen Bowmanschen Kapseln entgegenwachsen. Die zu diesen Kapseln gehörigen Glomeruli gehen zugrunde (Fig. 356). Nun erhalten die Stränge des Reteblastems eine Lichtung und werden zu den Kanälen des Hodennetzes. Sie kommunizieren durch die aus den Sexualsträngen hervorgegangenen Sexualkanäle mit den Kanälchen des Sexualteiles der Urniere, während die übrigen kranial und kaudal vom Hoden gelegenen Teile der Urniere schwinden. Die zum Sexualteile

der Urniere gehörigen Kanälchen erhalten dann eine Muskelwand und beginnen im vierten bis fünften Embryonalmonat stark in die Länge zu wachsen und sich aufzuknäueln. Sie bilden dann miteinander anastomosierende Kanalkonvolute, die Coni vasculosi, welche in ihrer Gesamtheit den Kopf des Nebenhodens oder der Epididymis bilden (ἐπί = auf, δίδυμοι = Zwillinge, Hoden). Das ebenfalls stark sich verlängernde und aufknäuelnde Anfangsstück des primären Harnleiters wird zum Schwanze, zu der Cauda des Nebenhodens. Der übrige primäre Harnleiter dagegen bildet aus seiner Mesenchymhülle die Grundlage der Schleimhaut und eine dicke Muskelwand und wird zum Ductus deferens oder Samenleiter. Er mündet nun jederseits auf dem Reste des Müllerschen Hügels, dem Samenhügel, Colliculus seminalis, mit dem Ausspritzungskanal oder Ductus ejaculatorius lateral von dem Reste der Müllerschen Gänge.

Die Samenblasen, Vesiculae seminales, entstehen als zuerst solide, dann hohle, rasch in die Länge wachsende und sich stark faltende und aufknäuelnde Ausstülpungen der Samenleiter dicht über den Ductus ejaculatorii.

Bei der Ausbildung des Nebenhodens und des Ductus deferens bleiben Rudimente des Sexual- und Harnteiles der Urniere bestehen. Aus letzterem erhalten sich blinde Kanalreste ohne Verbindung mit dem Hoden und Ductus deferens als Beihoden oder Paradidymis (παρά = bei) oder auch solche, die zwar mit dem Ductus deferens, aber nicht mit dem Hoden zusammenhängen, die Ductuli aberrantes des Nebenhodens (Fig. 355).

Der Müllersche Gang schwindet beim männlichen Geschlechte bis auf kleine Reste seines kranialen und wechselnd große Überbleibsel seines kaudalen Endes. Das kraniale, der Eileiterampulle entsprechende Ende sitzt meist dem Hoden als ungestielte Hydatite (ὑδατίς = Wasserblase) oder Appendix testis auf (Fig. 355). Bei manchen Tieren, z. B. beim neugeborenen Hengstfohlen, zeigt diese Appendix noch deutlich den Bau der Eileiterampulle im kleinen.

Eine Appendix des Nebenhodens entspricht dem verkümmerten Abdominalende des primären Harnleiters. Außerdem finden sich noch durch Kanalreste der Urniere gebildete Appendices.

Die kaudalen Teile der Müllerschen Gänge erhalten sich nach ihrer Verschmelzung als Vesicula prostatica oder Utriculus prostaticus, d. h. als ein im Genitalstrange gelegenes Hohlgebilde zwischen der Mündung der Ductus ejaculatorii, dem sich weitere Reste der Müllerschen Gänge anschließen können. Je nach seiner Ausbildung entspricht es entweder nur einem Scheidenrudiment, der Vagina masculina oder einem solchen und einem rudimentären Uterus masculinus. Dieser kann bei einiger Entwicklung bei den Säugetieren (z. B. beim Elch, Wisent, Biber, Fischotter) im kleinen die Form des weiblichen Uterus derselben Art wiederholen.

### c) Weibliches Geschlecht.

### Entwicklung des Eierstocks.

Die Bildung des Eierstockes vollzieht sich bei allen höheren Wirbeltieren in prinzipiell gleicher Weise, im einzelnen freilich finden sich manche Abweichungen. Auch bei der Anlage des Eierstockes be-

teiligt sich das Keimepithel, das Reteblastem und die aus dem Sexualteil der Urniere hervorgehenden Sexualstränge.

Das Keimepithel schichtet sich weniger bei Sauropsiden, stärker bei den Säugetieren und bei dem Menschen. In ihm sind bei Tieren mit großen Eizellen (Meroblastier) die Keimzellen deutlicher erkennbar als bei Holoblastieren mit kleinen Eizellen. Unter lebhafter Zellteilung, Verdickung und Verwischung der früheren Grenze wuchert das Keimepithel in das Mesenchym des Keimstockes ein und verbindet sich vorübergehend in Gestalt von mehr oder minder deutlichen Keimsträngen mit den Epithelsträngen des Rete ovarii und durch diese mit den Sexual- oder Marksträngen. Die Keimstränge, deren

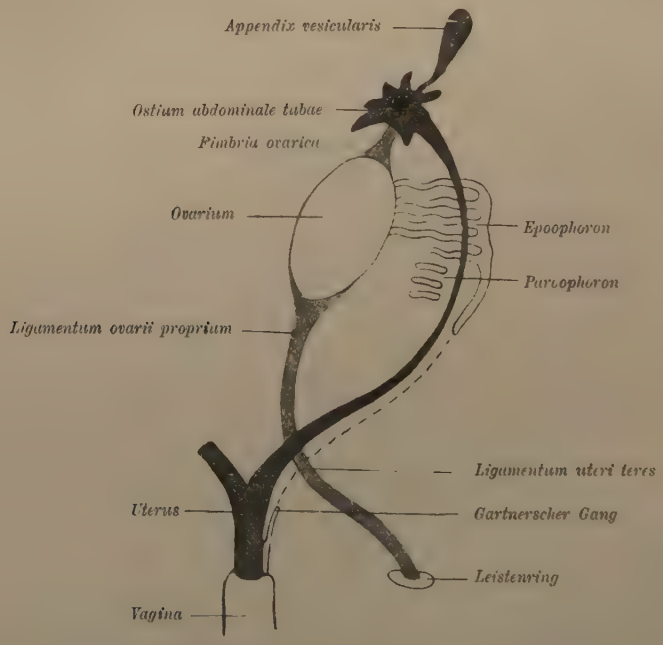



Fig. 358. Schema der Entwicklung des weiblichen inneren Geschlechtsapparates.

Zellen sich lebhaft vermehren, werden nun durch wucherndes Bindegewebe von ihrem Mutterboden, dem Keimepithel, abgedrängt und zu Eiballen umgewandelt. Diese werden durch sie durchwachsendes Bindegewebe in einzelne Primärfollikel zerlegt.

Die Verbindung der Keimstränge mit den dem ausführenden Kanalsystem des Hodens gleichwertigen von der Urniere abstammenden Teilen findet sich keineswegs immer in der geschilderten namentlich bei den Raubtieren, viel weniger bei dem Menschen, deutlichen Weise, sondern wechselt ganz außerordentlich nach Art und Individuum. Man darf nicht vergessen, daß der Eierstock einen neuen und besonderen Ab-

leitungsweg für die großen Eizellen durch den aus dem Colömepithel gebildeten Müllerschen Gang erhält. Damit unterliegen die ursprünglichen Ableitungswege in Gestalt des Rete ovarii und der Sexualstränge einer mehr oder minder auffälligen früheren oder späteren Rückbildung oder bleiben rudimentär. Sie verbinden sich dann entweder nur vorübergehend mit den Keimsträngen oder sie erreichen diese gar nicht mehr.

Die Vermehrung der Epithelien und Geschlechtszellen einerseits und der Bindegewebszellen anderseits führt unter gegenseitiger Durchwachsung zur Bildung immer neuer Eiballen von der Peripherie her

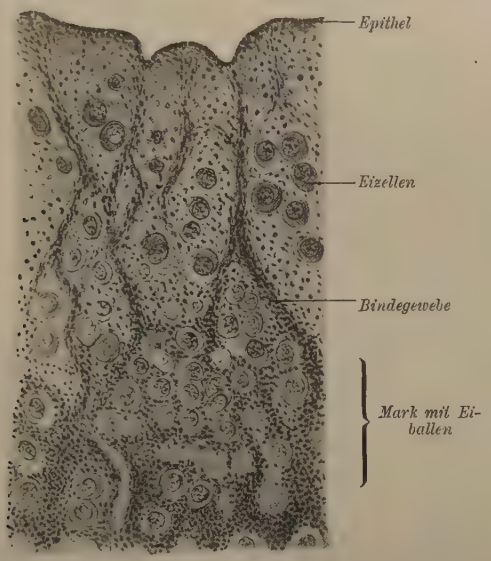



Fig. 359. Schnitt durch die Peripherie des Ovariums eines menschlichen Embryos aus dem 6. Monate. Vergr. ca. 70 : 1.

und zu deren Zerlegung durch Bindegewebe in Primärfollikel. Schließlich werden beim Menschen in den letzten Embryonalmonaten alle Eistränge in Primärfollikel zerlegt. Nun kann man eine periphere beim Menschen aus Keimepithel und Bindegewebe bestehende primäre Rindenschicht und eine aus Primärfollikeln, Rete- und Sexualsträngen bestehende primäre Markschicht unterscheiden.

Jeder Primärfollikel enthält der Regel nach eine von einem Mantel von Keimepithel umschlossene Oogonie in einer bindegewebigen Hülle, der primären Theca folliculi.

Das Keimepithel trägt beim Menschen bis zum dritten Jahre durch Zellvermehrung zur Rindenbildung bei. Nach Ausbildung der bindegewebigen Albuginea ovarii erlischt diese Tätigkeit und die Ovarialoberfläche ist nur noch von einer einschichtigen Epithellage bedeckt.

Nur mitunter (z. B. bei der Hündin und bei dem Menschen) findet man noch da und dort die Bildung kleiner Epithelschläuche, deren Gleichwertigkeit mit Eisträngen aber zweifelhaft ist. Bei den Ichthyoden findet dagegen zeitlebens Eibildung statt.

Das einschichtige Epithel der Primärfollikel schichtet sich bei den Säugetieren in der Folge mehrfach. Bei den Nonmammalia bleibt es meist einfach.

Die äußere Bindegewebshülle des inzwischen herangewachsenen Primärfollikels hat sich zur sekundären Theca folliculi (θήκη = Scheide, Wand) verdickt. Zwischen ihr und dem Follikelepithel tritt eine bei Säugetieren sehr deutliche Basalhaut, ein Produkt der Follikelepithelien, auf. Die Theca sondert sich dann in eine innere zellenreichere und äußere faserige Lage und wird gleichzeitig von einem zierlichen Gefäßnetze durchsetzt.

Die soliden Primärfollikel werden bei den Säugetieren und bei dem Menschen durch Auftreten des Liquor folliculi zu den mit Flüssigkeit gefüllten Blasenfollikeln (Folliculus vesiculosus oder Graafii) (siehe Fig. 14).

Es bilden sich nämlich an verschiedenen Stellen im Follikelepithel mit Liquor folliculi erfüllte Lücken, zwischen denen säulenartig ausgespannte Epithelbrücken, die Retinacula, das die Oocyte umkapselnden Eiepithel mit dem Follikelepithel verbinden (z. B. Kaninchen, Igel). Oder es entsteht von vornherein eine einheitliche immer größer werdende Spalte, in welcher an einer Stelle das mit dem Follikelepithel zusammenhängende Eiepithel hügelartig vorspringt und als Cumulus ovigerus oder Eihügel die Oocyte enthält (siehe Fig. 14).

Der Liquor folliculi entsteht durch Sekretion und teilweise Auflösung des Follikelepithels. Die Eizellen (Oogonien) sind von kugeliger Gestalt und viel bedeutenderer Größe als die sich rasch durch Teilung vermehrenden Follikelepithelien. Die Oogonien bestehen aus hellem Plasma mit zentralem, großem, bläschenförmigem Kern mit Kernkörperchen und Kernnetz. Vor der Zerschnürung der Eistränge in die Primärfollikel vermehren sich die Oogonien noch durch Teilung. Die in den Primärfollikeln gelegenen sich in der Regel nicht mehr teilenden Eizellen heißen Oocyten und nehmen bei gleichzeitig heranwachsenden Follikeln bis zum Eintritt der Pubertät an Dottermenge und an Größe zu. Die Oocyte begrenzt sich zunächst durch eine zarte homogene Exoplasmaschicht und erhält dann seitens des Eiepithels, das die Oocyte ernährt, das Oolemma aufgelagert.

Ein großer Teil der in der primären Markschicht gelegenen Follikel und Eizellen geht aber schon bald nach ihrer Anlage wieder zu grunde. Der von ihnen eingenommene Raum wird durch Bindegewebe ausgefüllt. So entsteht die sekundäre Markschicht. Sie besteht aus Binde-

gewebe, den Resten des Rete und der Sexual- oder Markstränge, glatten, bis in die periphere Follikelzone hineinreichenden Muskelfasern und reichlichen stark korkzieherartig geschlängelten Blutgefäßen. Um die noch vorhandenen lebensfähigen Follikel bildet sich die sekundäre Rindenschicht. Die Albuginea und über dieser eine einfache Epithelschicht umschließt den Eierstock.

Die bei gewissen Tieren zu Haselnuß- bis Welschnußgröße heranwachsenden Blasenfollikel (Stute, Mensch) rücken mehr und mehr gegen das Keimepithel an die Peripherie und schimmern durch die Ovarialoberfläche hindurch oder wölben sie mehr oder minder vor. Ist das Bindegewebe des Ovars spärlich, dann erhält der Eierstock durch die heranwachsenden Follikel Traubenform (z. B. beim Schwein).

Mehreiige Follikel findet man mitunter bei dem Menschen und den Säugetieren (namentlich bei Hund und Katze). Es handelt sich dann, da die Oocyten ein wohlentwickeltes Oolemma besitzen, um mehreiige Eiballen, die nicht in der gewöhnlichen Weise in Primärfollikel mit je einer Eizelle zerlegt wurden. Oder aber die in ihnen gelegene Eizelle hat sich, ehe sie vom Oolemma umkapselt wurde, noch einmal geteilt. Auch nachträgliche Verschmelzung dicht beieinanderliegender ursprünglich getrennter Follikel unter Schwund ihrer Wand habe ich bei der Hündin beobachtet.

Mehrkernige Oocyten kennt man beim Menschen und bei den Säugetieren. Sie sind entweder durch Kernteilung ohne Teilung des Ooplasmas oder durch Verschmelzung von noch nackten Oogonien entstanden.

Auch im Ovarium finden sich interstitielle Zellen. Sie sind am zahlreichsten beim Pferd, sehr wechselnd an Zahl bei Hund und Katze. Beim Menschen sollen sie erst nach der Schwangerschaft auftreten und sich in senilen Ovarien zu gewöhnlichen Spindelzellen umwandeln.

Das embryonale Ovarium nimmt im Gegensatze zum kugeligen Hoden Bandform und im vierten Fetalmonat die Gestalt eines dreiseitigen Prismas mit vertiefter Basis und mit spitzen Enden an. Später verdickt es sich beim Menschen allmählich zu einem flachgedrückten eiförmigen Körper.

Überzählige Ovarien beim menschlichen Weibe, die bis zu einem halben Zentimeter heranwachsen können, liegen entweder im Mesovarium dicht neben dem Ovar oder auf dem Ligamentum ovarii nahe dem Ostium abdominale des Eileiters. Sie enthalten kleine Follikel und entarten gerne cystisch.

Die Entwicklung der ableitenden Wege des Eierstocks, des Eileiters, der Gebärmutter und der Scheide ist an die weitere Ausbildung des Müllerschen Ganges geknüpft, der auf der Höhe der Urnierenentwicklung lateral von dem primären Harnleiter bei niederen und höheren Wirbeltieren auf etwas verschiedene Weise entsteht. Bei niederen Wirbeltieren (Selachiern) spaltet er sich vom primären Harnleiter ab. Bei Säugetieren und beim Menschen sinkt am Kopfende der Urniere nahe hinter deren Zwerchfellband das zylindrische und geschichtete Cölomepithel rinnenförmig ein. Die Ränder dieser

Rinne verwachsen, die Spitze der Einsenkung schnürt sich von ihrem Mutterboden ab und wächst sich kaudalwärts vertiefend nun selbständig an dem primären Harnleiter entlang, bis sie den Sinus urogenitalis erreicht (menschliche Embryonen von 8—20 mm Länge).

Die obere Öffnung der trichterförmig erweiterten Rinne wird zum Ostium abdominale tubae (Fig. 360).

Nicht selten bilden sich neben dem Ostium abdominale tubae mehrfache Nebenostien" oder ganze „Nebentuben".

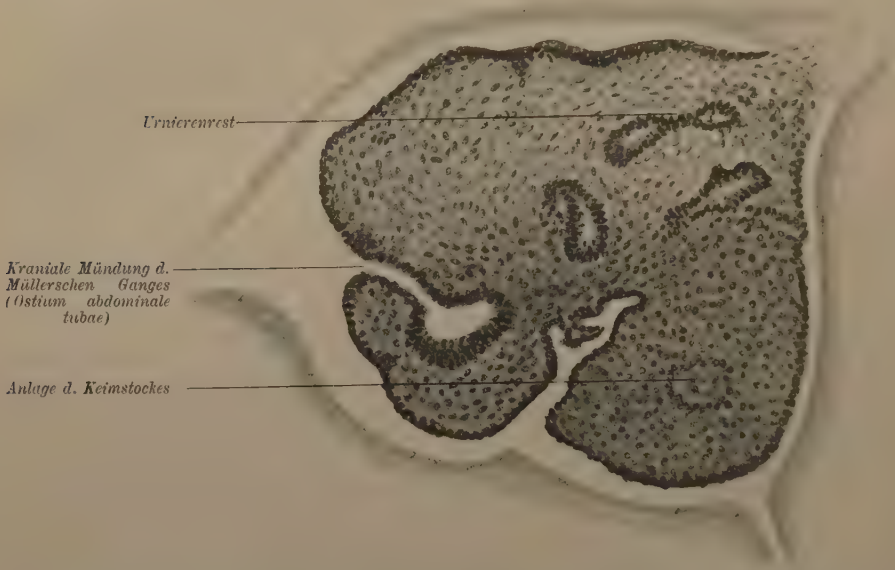



Fig. 360. Bildung des Ostium abdominale des Eileiters bei dem menschlichen Embryo von 1,9 cm. Vergr. ca. 100:1.

Innerhalb des Beckens verschmelzen die beiden den primären Harnleiter und den Müllerschen Gang jederseits enthaltenden Urogenitalfalten (Fig. 350) in der Höhe der Harnblasenanlage zu einem frontal gestellten Septum, das kaudalwärts auf dem Beckenboden ruht, kranial aber mit freiem Rande endet und die Beckenhöhle in die später deutlichere Excavatio vesico-uterina und recto-uterina scheidet (Fig. 363). Die in dem Septum zu einem Strange vereinigten beiden primären Harnleiter und Müllerschen Gänge bezeichnet man nun als Genitalstrang (Fig. 352).

Der Müllersche Gang kreuzt den primären Harnleiter seiner Seite in der Höhe des kaudalen Urnierenpoles derart, daß er mit seinem Kaudalende medial, mit seinem Kranialende lateral von ihm liegt (Fig. 352).

Vor der Eröffnung in den Sinus urogenitalis verschmelzen die Müllerschen Gänge in ihrem kaudalen Teile zum Uterovaginalkanal und wölben die dorsale Wand des Sinus urogenitalis in Form des Müllerschen Hügels vor (Fig. 363).

Auf ihm erfolgt der Durchbruch in den Sinus urogenitalis entweder noch während die untersten Teile des Uterovaginalkanals getrennt sind, mit doppelter Öffnung (Mensch, Schaf, Rind) oder seltener erst nach vollkommener Vereinigung der Gänge mit einfacher Öffnung.

Bei der weiteren Entwicklung der Müllerschen Gänge zum weiblichen Geschlechtstraktus hat man an ihnen den proximalen Ei-

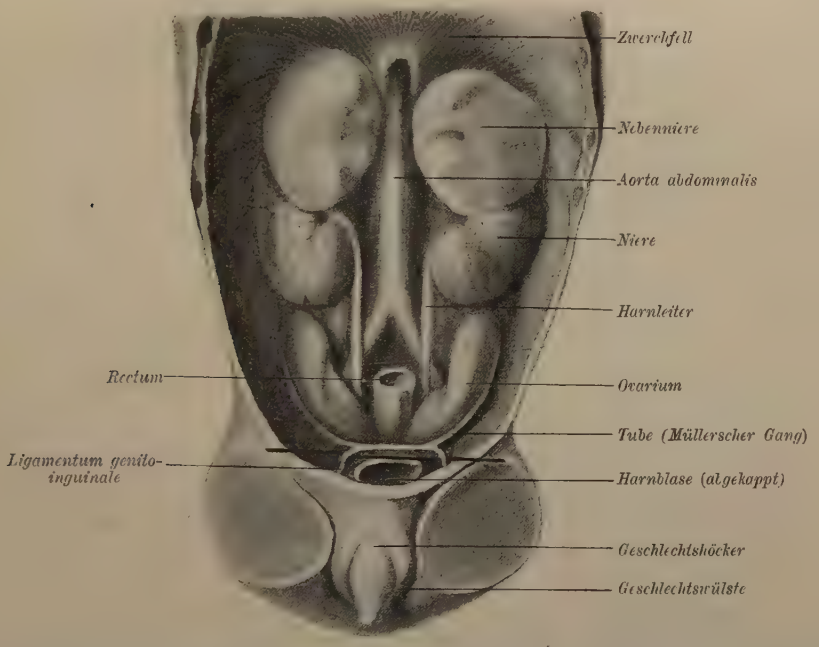



Fig. 361. Weibliche Geschlechtsteile eines menschlichen Embryo aus dem 4. Monat. Vergr. ca. 1½ : 1. Hinter den Lig. genitoinguinalia ist eine Sonde durchgesteckt.

leiter- oder Tubenteil, den mittleren Uterusteil und den distalen Scheidenteil (Pars tubaria, pars uterina, pars vaginalis) zu unterscheiden.

Nach ihrer Verschmelzung und Öffnung in den Sinus urogenitalis bestehen beide Gänge aus einer Epitheltapete, einer bindegewebigen Hülle und einem Peritonealüberzug.

Die querovale Lichtung ist noch unvollständig und vielfach von Epithelbrücken durchsetzt. Ebenso verstopft vom vierten Monat bis über die Mitte der Fetalzeit hinaus ein mit dem Epithel des Sinus

urogenitalis zusammenhängender Epithelpfropf die Scheidenanlage dicht über dem Müllerschen Hügel.

Schon bei Embryonen von 24 mm markiert sich die Grenze zwischen Tube und Uterus äußerlich durch die Anheftungsstelle der späteren runden Mutterbänder (Fig. 362).

In der zwölften Embryonalwoche erhält der Uterus durch vollkommene Verschmelzung beider Gänge seine einfache Form. Nur die Mitte des Fundus uteri zeigt noch bis zur Geburt eine mediane Einkerbung.

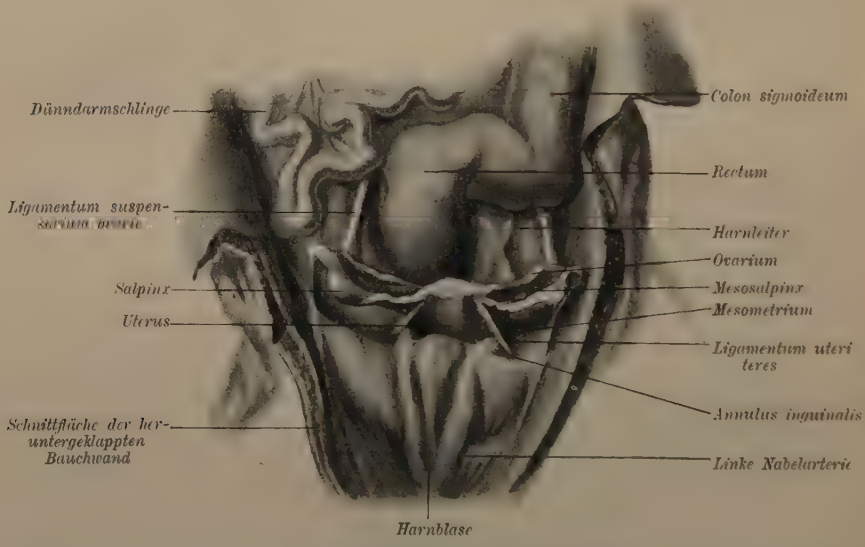



Fig. 362. Weiblicher Geschlechtsapparat eines menschlichen Embryos aus dem 7. Monat. Natürliche Größe.

Der ganze Geschlechtsstrang zeigt nun eine ventralwärts gerichtete Konkavität (Anteversion, Fig. 363).

Von der Mitte des vierten Monats ab überflügelt das Wachstum des Scheidenabschnittes das des Uterus. Bei Embryonen von 20—22 cm erhält die Scheide durch Zerfall ihres zentralen Epithelpfropfes eine rasch an Umfang zunehmende Lichtung. Durch Einwachsen von Epithelleisten in die Bindegewebshülle entstehen die Rugae vaginales.

Zwischen dem fünften bis sechsten Monat trennt sich der Uterus von der Vagina durch die Anlage des Scheidengewölbes und der Portio vaginalis uteri. Die Trennung geschieht durch bogenförmig einspringende, später zu Spalten werdende Epithelleisten, welche die Portio vaginalis gleichsam aus dem Bindegewebe herausschneiden. Das Orificium externum uteri bleibt noch einige Zeit durch einen Epithelpfropf verschlossen. Der anfänglich mit dem Plattenepithel der

Scheide ausgekleidete Abschnitt des Cervicalkanals behält diesen Belag auch im erwachsenen Uterus einige Millimeter über den äußeren Muttermund hinaus bei.

Die Cervix wächst beträchtlicher in die Länge und Dicke als das Corpus uteri, welches infolgedessen zunächst nur wie ein Anhang der Cervix erscheint.

Im Cavum uteri besteht eine dorsale und eine ventrale Epithelleiste als Vereinigungsnaht der beiden früher getrennten Uterushälften. Sie verlängert sich in der Cervix zur epithelialen Längsleiste der Plicae

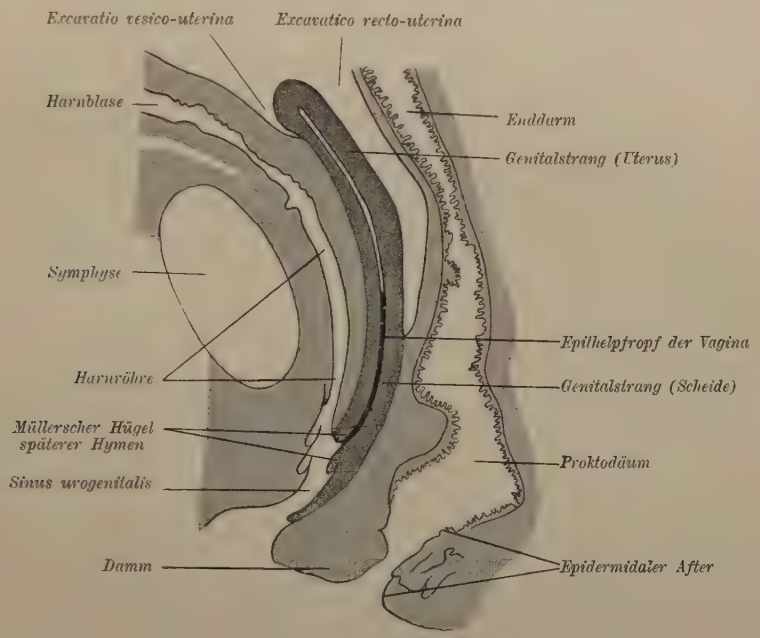



Fig. 363. Medianschnitt durch die Beckenorgane eines weiblichen Embryo von 11 cm Scheitelsteißlänge aus dem 4. Monat. Nach Bayer. Der Uteruskanal wird nach unten durch den Epithelpropf der Vagina abgeschlossen.

palmatae. Die Schleimdrüsen des Cervicalkanals legen sich in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft als Epithelzapfen an. Uterusdrüsen, besser Uterusschläuche, entstehen erst nach der Geburt und erlangen ihre volle Entwicklung erst zur Zeit der Pubertät.

Das Tubenepithel besitzt schon vor der Geburt Cilien.

Die Muskelwand des weiblichen Genitaltraktus wird von der Mesoblastwand des Müllerschen Ganges geliefert. Sie tritt erst im vierten Embryonalmonat, also sehr spät, nachdem längst Blasen- und Darmmuskulatur gebildet sind, auf und ist im fünften Monat bei Embryonen von 12—14 cm Länge als deutliche Ringmuskellage vorhanden.

Bei Embryonen von 31 cm ist dann auch die Scheidenmuskulatur gebildet.

Bleiben beim Menschen die Müllerschen Gänge getrennt und entwickeln sie sich symmetrisch, so entsteht ein Uterus duplex mit Vagina duplex. Ist die Verschmelzung der Müllerschen Gänge nur eine äußerliche, so entsteht ein Uterus septus und eine Vagina septa. Eine wechselnd weit kranialwärts fortschreitende Verschmelzung der Müllerschen Gänge führt zur Bildung eines Uterus bipartitus, bicornis oder des durch gekerbten Fundus ausgezeichneten Uterus arcuatus. Alle diese beim Menschen als Hemmungsbildungen auftretenden Uterusformen sind für bestimmte Tiere typisch. Stehenbleiben der Epithelverklebungen führt zur Atresie der Scheide oder des äußeren Muttermundes. Mangelhafte spätere Entwicklung veranlaßt infantile Uterusformen, ungleiche Entwicklung der paarigen Anlagen die asymmetrische Bildung eines Uterus unicornis usw.

Auch an den weiblichen Sexualorganen finden sich rudimentäre Anhänge.

Der mit dem Ovarium anfangs in Verbindung stehende Sexualteil der Urniere verkümmert, ohne weitere Funktionen zu übernehmen. Die Sexualstränge fehlen entweder völlig, wie im Schweineovar, oder sie können, wie bei Fleischfressern und bei dem Menschen zeitlebens bestehend, mit den außerhalb des Ovars gelegenen Kanälchen des Sexualteiles der Urniere zusammenhängen. Diese Querkanälchen bilden zusammen mit dem an Länge sehr wechselnden Reste des primären Harnleiters den dem Nebenhoden entsprechenden, aber funktionslosen Nebeneierstock, das Epoophoron (ἐπί = an, neben, ὠάριον = Eierstock). An dem kranialen Ende des Nebeneierstocks kann sich eine gestielte, blasenförmige Appendix, wie beim Manne, und eine ebensolche an einer Eileiterfranse als kranialer Rest des Müllerschen Ganges ausbilden. Wechselnd entwickelte Reste oder den in ganzer Ausdehnung (namentlich beim Schweine) zwischen den Blättern des Mesometriums bis zu den Seitenrändern des Uterus oder in die Vaginalwand herunterreichenden primären Harnleiters bezeichnet man als Gartnerschen Gang.

Als Rest des kaudalen Urnierenteils erhält sich das im Ligamentum latum nahe der Abgangsstelle des Mesovariums gelegene Paroophoron, welches, in der ersten Hälfte der Fetalzeit beim Menschen stets vorhanden, lange vor Eintritt der Pubertät zugrunde geht (Fig. 358). Auch den Ductus aberrantes des Nebenhodens gleichwertige Gebilde kommen vor.

All diese Reste können durch die Tendenz zu Wucherungen pathologische Bedeutung erhalten.

### d) Der Bandapparat der Keimstöcke und ihrer Ableitungswege; der Descensus der Keimstöcke.

Die Entwicklung der Gekröse und Bänder der Keimstöcke und ihrer Ableitungswege wird wesentlich beeinflußt durch die Rückbildung der Urniere und durch den Descensus der Keimstöcke.

Die retroperitoneale Anlage des Harngeschlechtsapparates und seiner Ausführungswege bedingt faltige Vorwölbungen des Bauchfellblattes der dorsalen Bauchwand. In der Figur 354 erkennt man deutlich die durch die Entwicklung der Urnieren bedingte Urnierenfalte. Sie deckt die Vorderfläche der Urniere und läuft kranial als Zwerchfellband der Urniere in den Peritonealüberzug des Zwerchfells, kaudal in die Urogenitalfalte aus, welche die

Geschlechtsgänge einschließt und mit der Urogenitalfalte der anderen Seite verwächst. Medial bildet die Urnierenfalte die Keimstockanlage umhüllend die Keimstock- und lateral die Tuben- oder Eileiterfalte.

Durch die weitere Ausbildung der Keimstöcke und den gleichzeitigen Schwund der Urniere werden diese Falten zu Gekrösen umgebildet. Dadurch wird die Befestigung der Keimstöcke und ihrer Ausführungsgänge eine beweglichere.

Der Descensus der Keimstöcke veranlaßt bei beiden Geschlechtern eine weitere Veränderung in diesen Faltensystemen und ihre Umbildung zu Gekrösen und Bändern, die durch Entwicklung subseröser glatter Muskelfasern verstärkt werden.

Beim weiblichen Geschlechte bleiben die Eierstöcke und ihre Ausleitungswege nur bei gewissen Säugetieren (z. B. Raubtieren) an dem Orte ihrer Entstehung in der oberen Ledengegend. Auch die Eileiter und der geteilte Uterus behalten bei diesen Typen ihre ursprüngliche primitive Lage bei und es bleibt das ursprüngliche Verhalten ihrer Befestigungsmittel im großen und ganzen bestehen.

Bei anderen Säugetieren werden die Eierstöcke mit den Tuben unter gleichzeitiger Verwachsung der Uterushälften mehr oder weniger weit, am weitesten beim Menschen in das Becken hinein verlagert und mit den Tuben quergestellt. Erst im Kindesalter erlangen sie ihre definitive senkrechte Stellung im kleinen Becken.

In seltenen Fällen können die Ovarien des Menschen den Leistenkanal passieren und in die großen Schamlippen gelangen.

Der Descensus beginnt beim Menschen im dritten Fetalmonat und ist bei der Geburt nahezu beendet.

Die den Eierstock jederseits an die Urniere befestigende Bauchfellfalte umschließt als Mesoophoron (*μέσος* = in der Mitte, *ὀόφορον* = Eierstock) die zum Eierstock verlaufenden Gefäße und Nerven.

Nach Rückbildung der Urniere wird deren gekrösartig verlängerter Bauchfellüberzug zum Uterusgekröse oder Mesometrium (*μήτηρ* = Gebärmutter). Die Eileiterfalte wird zur Mesosalpinx (*σάλπιγξ* = Trompete, wegen der trompetenartigen Form des Eileiters) und enthält zwischen ihren Blättern auch noch das Epoophoron und Paroophoron. Das kaudale Band des Keimstockes (Fig. 354) scheidet sich durch seitliche Anheftung am Uterus in das Ligamentum ovarii proprium oder Eierstocksband und in das in den großen Schamlippen endende runde Mutterband oder Ligamentum teres uteri (Fig. 358 u. 362). Das Ligamentum uteri teres erhält außerdem am Leistenring vom Musculus transversus abdominis Muskelfasern.

Das Zwerchfellurnierenband verstreicht. Der kaudale Teil des Urnierenbandes enthält die Arteria spermatica und wird nach Schwund der Urniere in das zum Ovarium ziehende Ligamentum suspensorium ovarii umgewandelt, das sich dann wieder in das Ligamentum ovaricopelvicum und das zur Tube verlaufende Ligamentum infundibulopelvicum scheidet.

Beim Menschen umfaßt das Abdominalende des Eileiters das Ovar und bildet so eine seichte durch Tube, Mesosalpinx und Mesoophoron

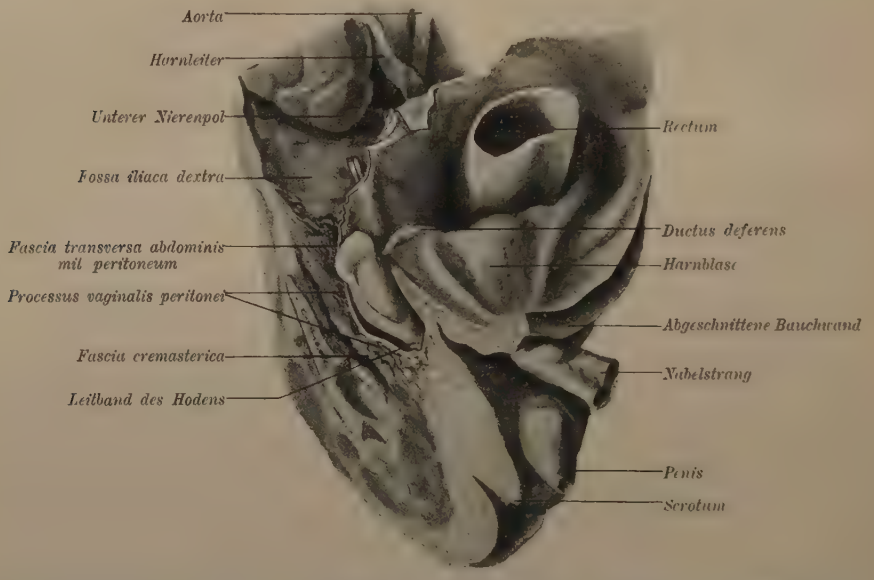



Fig. 364. Lateralschnitt durch die Leistengegend eines menschlichen Embryos von 7 Monaten. Der rechte Hode ist im Descensus und Eintritt in den Hodensack begriffen. Vergr. ca. 2:1.

gebildete Eierstockstasche oder Bursa ovarii, die bei manchen Säugetieren (Schwein, Pferd, Fleischfresser) sich vertieft und dann sogar bis auf eine kleine Öffnung geschlossen werden kann.

Bei den meisten Säugetieren und bei dem Menschen geht der Descensus der Hoden viel weiter als der Descensus ovariorum bei den Weibchen der gleichen Art und führt zu der schwer verständlichen Verlagerung des für die Fortpflanzung wichtigsten Organes aus dem geschützten Orte seiner Anlage in der Bauchhöhle in ein Hautdivertikel, den Hodensack, in welchem es einer Menge von äußeren Verletzungen zugänglich wird.

Der Descensus des Hodens beginnt im dritten Fetalmonate. Im vierten Fetalmonate liegen die Hoden im großen Becken. Im sechsten bis zehnten Monate passieren die Hoden den Leistenkanal und liegen

in der Regel, wenigstens der linke, noch vor der Geburt im Hodensack (Fig. 365).

Bei dem Descensus nehmen die Hoden ihre Arteriae spermaticae internae aus der Aorta abdominalis und Arteria renalis mit und wandeln damit deren ursprünglich quere in eine longitudinale Verlaufsrichtung um, welche auch die in die Vena cava inferior und Vena renalis sinistra mündenden Venae spermaticae internae einhalten.

Der wachsende Hoden nähert sich bei gleichzeitigem Schwund der Urniere immer mehr dem Ductus deferens, mit welchem er durch den Nebenhoden zusammenhängt.

Die Keimfalte wird dabei zum Hodengekröse oder Mesorchium, die Urnierenfalte zum Nebenhodengekröse oder zur Mesepididymis. Der laterale den Ductus deferens einschließende Teil der Urnierenfalte bildet das Mesodeferens oder Gekröse des Samenleiters.

Das dem Mesoophoron des Weibes entsprechende Mesorchium verbindet den Hoden mit dem Nebenhoden und zwischen beiden entsteht dann die der Bursa ovarica des Weibes entsprechende Bursa testis oder der Sinus epididymidis.

Bei vollkommener Verwachsung des Hodens mit dem Nebenhoden verstreicht natürlich die Bursa testis.

Zwischen den Blättern der Plica genitoinguinalis entsteht das dem Ligamentum ovarii und Ligamentum uteri teres entsprechende Leitband des Hodens oder das Gubernaculum testis. Es verbindet den Schweif des Nebenhodens mit der Bauchwand in der Leistengegend. Das Leitband selbst oder die Chorda gubernaculi besteht aus faserigem Bindegewebe und glatten Muskelfasern. Sein Kaudalende geht in den aus eingestülpten Teilen der Bauchwand bestehenden Conus inguinalis über.

Dieser besteht aus einer der Fascia transversa abdominis entstammenden Bindegewebsschicht, längs verlaufenden Muskelfasern vom Musculus transversus abdominis und zirkulär verlaufenden von dem M. obliquus abdominis. Bei Tieren mit periodischem Austritt des Hodens aus der Bauchhöhle während der Brunst (z. B. beim Kaninchen, Maulwurf) ist der Conus inguinalis besonders gut entwickelt, und seine kräftige Muskulatur zieht den Hoden während der Brunst in den Hodensack.

Das als Processus vaginalis peritonei bekannte Divertikel, das sich beim Weibe nur als bedeutungsloses Rudiment findet, verlängert sich beim Manne zu einem Beutel, der durch sein Ostium abdominale mit der Bauchhöhle kommuniziert.

Sein blindsackförmig erweitertes Ende liegt im Hodensack und wird von

sämtlichen gleichfalls ausgestülpten Schichten der Bauchwand (Haut, Subcutis, Fascia superficialis, breite Bauchmuskeln, Fascia transversa) bedeckt. Das hinter der dorsalen Wand des Processus vaginalis gelegene Gubernaculum endet nun an der Innenfläche der ausgestülpten Fascia transversa im Grunde des Hodensackes.

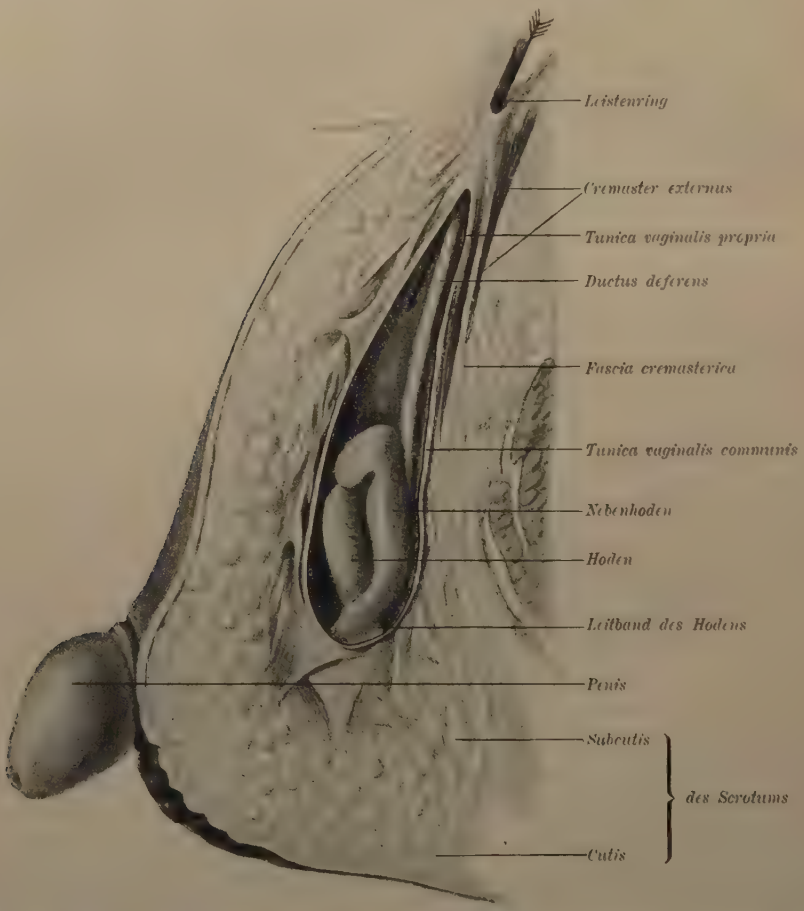



Fig. 365. Der linke im Hodensack gelegene Hode des in Fig. 364 abgebildeten Embryos. Vergr. etwa 3:1. Der Pfeil kennzeichnet den Eingang aus der Bauchhöhle in den Processus vaginalis peritonei, das spätere Cavum serosum des processus vaginalis.

Unter gleichzeitiger Verkürzung des Leitbandes sinkt dann der Hoden aus der Urnierengegend hinter dem Bauchfell ins Becken, gelangt in die Nähe der Abdominalöffnung des Processus vaginalis und gleitet später interstitiell zwischen dem Processus vaginalis und der Fascia transversa in den Hodensack.

Nach Ankunft des Hodens im Hodensack schwindet das Gubernaculum. Die Abdominalöffnung des Processus vaginalis schließt sich

durch Verwachsung ihrer einander zugekehrten Bauchfellflächen und wird zur Fovea inguinalis lateralis.

Die Verwachsung des Processus vaginalis schreitet nach der Geburt nach unten fort und bildet so einen im Bereiche der Bauchdecken gelegenen fadenartigen, oft mit kleinen Cysten durchsetzten Strang, das Ligamentum vaginale. Seine Ausdehnung markiert später der zuerst gerade, nach Breitenzunahme des Beckens aber schief die Bauchwand durchsetzende und den Samenstrang enthaltende Leistenkanal, Canalis inguinalis. Die nicht verwachsene, aber jetzt nach oben abgeschlossene Höhle zwischen dem visceralen und parietalen Blatte des Bauchfells bleibt als Cavum serosum processus vaginalis bestehen (Fig. 365 u. 366).

Ausnahmsweise kann der Processus vaginalis offen bleiben und bildet dann bei laxem Bindegewebe ein begünstigendes Moment für den Austritt von Darmschlingen aus der Bauchhöhle in den Processus vaginalis. (Angeborener Leistenbruch).

Keine der vielen vom Altertum bis in die Neuzeit versuchten Erklärungen für den Descensus des Hodens in den Hodensack kann zur Zeit als vollkommen befriedigend betrachtet werden.

Man darf annehmen, daß die dauernde Verlagerung des Hodens stammesgeschichtlich von Tieren mit periodischem Descensus durch Vergrößerung der Hoden bei der Brunst, infolge von Raummangel in der Bauchhöhle und unter erhöhtem Druck der Bauchwand erworben und ableitbar ist. Dabei wird auch der Muskelzug des Conus inguinalis und die Verkürzung des Leitbandes mitgewirkt haben. Da das Leitband langsamer wächst als die Lendengegend, so wird der an ihm verankerte Hoden schließlich in die Leistengegend verlagert werden müssen. Daneben sind aber wohl noch andere Verhältnisse maßgebend. Auch wird das ganze Problem dadurch noch verwickelter, daß bei manchen Säugetieren (Walen, Seekühen und Gürteltieren) eine Rückverlagerung der Hoden in die Bauchhöhle stattfand, und daß sich beim Menschen der Hodensack schon im Beginne des dritten Fetalmonats anlegt, also lange ehe der Hoden in die Leistenregion gelangt (Heterochronie, ἕτερος = anders, χρόνος = Zeit).

An der Bildung der Hüllen des Hodens beteiligen sich sämtliche Schichten der Bauchwand.

Nach dem Descensus liegen die Hoden jederseits in einer Ausbuchtung der Bauchwand, die 1. in Gestalt des Processus vaginalis mit Bauchfell ausgekleidet ist. Der extraperitoneal entstandene und in den Hodensack verlagerte Hoden muß den ihn überkleidenden und mit seiner Albuginea verwachsenen Teil des Bauchfells in das Cavum serosum des Processus vaginalis vorwölben. Dadurch kann man an diesem ein parietales und viscerales Bauchfellblatt unterscheiden. Beide gehen durch das kurze Hodengekröse, das Mesorchium, ineinander über (Fig. 366). Zwischen dessen Blättern liegt alles, was zum Hoden geht (Art. spermatica interna, Nervi spermatici interni) und vom Hoden kommt (Ductus deferens, Plexus pampiniformis, Lymphgefäße). Da die tiefe Schicht des Bauchfells glatte Muskelfasern enthalten kann, darf auch hier das Vor-

kommen von glatten Mnskelbündeln in Gestalt des inneren Hebemuskels des Hodens, des Cremaster (*κρεμάννυμι* = aufhängen) internus, nicht befremden. Die gesamte aus einem parietalen und visceralen Bauchfellblatt bestehende Hülle wird als eigene Scheidenhaut des Hodens oder Tunica vaginalis propria im Gegen-

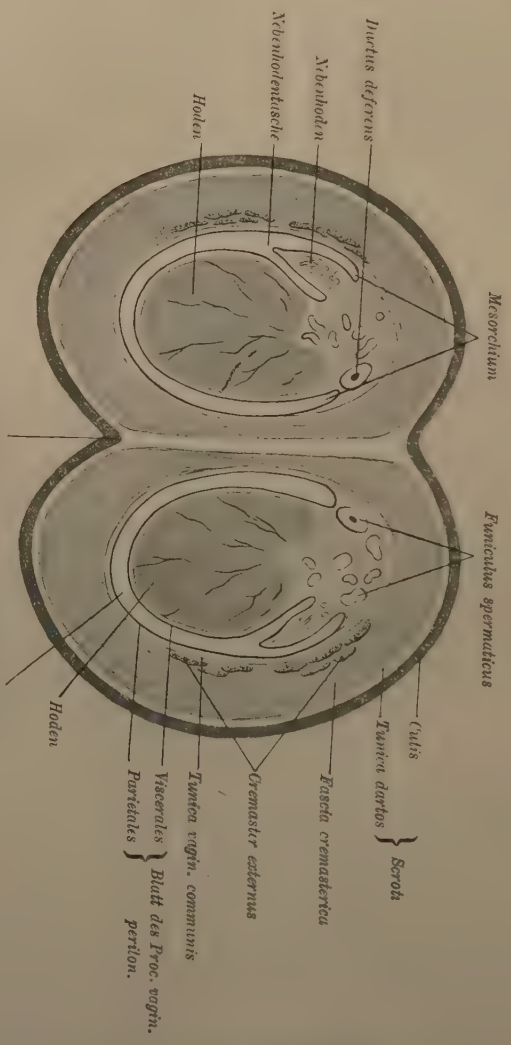



Fig. 366. Schematischer Querschnitt durch die Hoden und ihre Hüllen im Hodensack.

satze zu 2. der nach außen von dem parietalen Blatte des Processus vaginalis gelegenen Fascia transversa, der gemeinschaftlichen Scheidenhaut des Hodens oder der Tunica vaginalis communis bezeichnet. 3. Rote, hauptsächlich dem inneren schiefen Bauchmuskel entstammende Muskelbündel auf deren Außenfläche bilden den äußeren Hebemuskel des Hodens, den Cremaster externus.

4. Ihn umhüllt wieder die ausgestülpte Fascia superficialis abdominis nebst ausgestülpten Fasern der Sehne des äußeren schiefen Bauchmuskels als Fascia cremasterica.

5. Die Cutis bildet den Hodensack, das Scrotum, 6. die Subcutis die zweifächerige Tunica dartos.

### e) Entwicklung des Afters und der Begattungsorgane.

Als gemeinsame Grundlage für die Schilderung der Entwicklung der äußeren Geschlechts- oder Begattungsorgane und des Afters bei beiden Geschlechtern dient der Entwicklungszustand, in welchem die Kloake ventral durch die vom Nabel bis zur Schwanzwurzel reichende aus Enteroderm und Epidermisblatt bestehende Kloakenhaut abgeschlossen wird (Fig. 348).

Rings um die Kloakenhaut verdickt sich das Mesenchym zum Kloakenhöcker und umrahmt die mediane, aus der Kloakenhaut hervorgegangene Kloakenfurche, deren kielartig verdickter Boden nun als Kloakenleiste bezeichnet wird (Fig. 367).

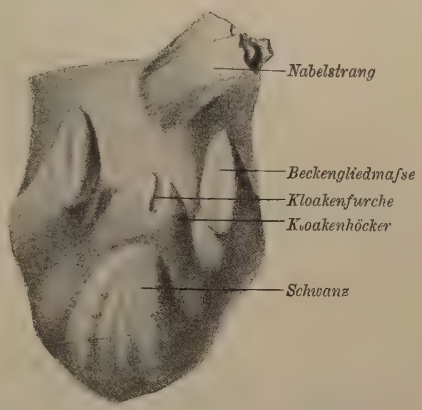



Fig. 367. Hinteres Leibesende eines menschlichen Embryos von 17 mm Länge nach J. Kollmann.

Anfangs des zweiten Embryonalmonates sondert sich das kraniale Gebiet des Kloakenhöckers in einen mondsichelförmigen Wulst, den Geschlechtshöcker oder das Tuberculum genitale und in die zapfenförmig hinter ihm auswachsende Anlage des Geschlechtsgliedes oder den Phallus, an dessen Unterfläche nun die Kloakenfurche liegt (Fig. 368, 369 und 370).

Die Epidermis bildet an der Phallusspitze ein Knöpfchen oder Hörnchen von unbekannter Bedeutung, das bald wieder zerfällt (Fig. 369 und 374).

#### Die Bildung des Afters.

Die innere Scheidung der enterodermalen Kloake durch das Septum urogenitale in den dorsalen Enddarm und in den ventralen Sinus urogenitalis ist auf S. 442 beschrieben (Fig. 349 und 370). Die Scheidung der epidermidalen Kloake geschieht durch die Verschmelzung zweier kurzer, frontal gestellter Mesenchymwülste, der Dammwülste zum primitiven Damm. Er trennt die Kloakenfurche in die quergestellte Afterspalte oder Fissura ani transversa und in die sagittale, kranial gelegene Urogenitalspalte (Fig. 368 und 369). Das Mesenchym am kaudalen Rande der After-

spalte verdickt sich zu dem ursprünglich paarigen Analhöcker, der durch eine quergestellte Furche, den Recessus praecaudalis von der Schwanzwurzel abgesetzt wird.

Der Analhöcker umfaßt die Fissura ani zuerst mondsichel- (Fig. 375), dann ringförmig (Fig. 372). Während sich der primitive Damm weiter ausbildet und die Urogenitalspalte und das Rectum immer vollkommener trennt, wird die anfänglich transversale Afterspalte zu einer

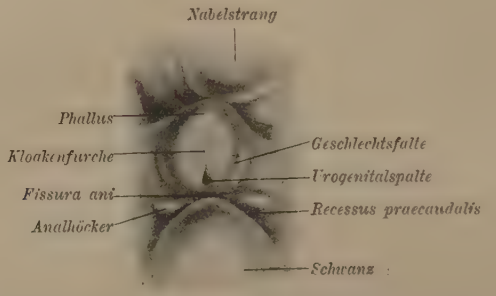



Fig. 368. Anlage der äußeren Geschlechtsorgane und des Afters eines menschlichen Embryos von 1,9 cm. Nach Otis. Vergr. 10:1.

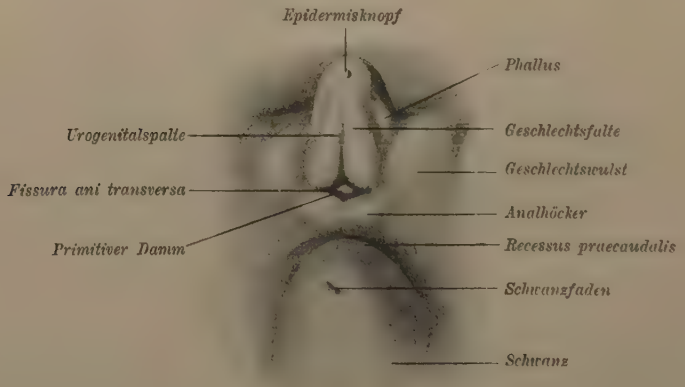



Fig. 369. Anlage der äußeren Geschlechtsorgane und des Afters des Embryos von ebenfalls 1,9 cm in Fig. 126. Vergr. etwa 10:1.

medianen Längsspalte, die noch kurze Zeit mit der Perinealfurche zusammenhängt, aber allmählich durch den ringförmigen Analhöcker von ihr getrennt wird. Damit ist der bleibende oder sekundäre Damm gebildet (Fig. 372).

Die Dammregion ist durch die mediane Kloakenleiste noch in eine rechte und linke mesodermale Hälfte, die Dammlippen, gespalten. Sie gehen (Fig. 374) nach hinten in den Analhöcker über. Infolge dieser Höckerbildung erhält die spätere Durchbruchsöffnung des Afters die Form eines trichterförmigen Grübchens, der Aftergrube (Fig. 370).

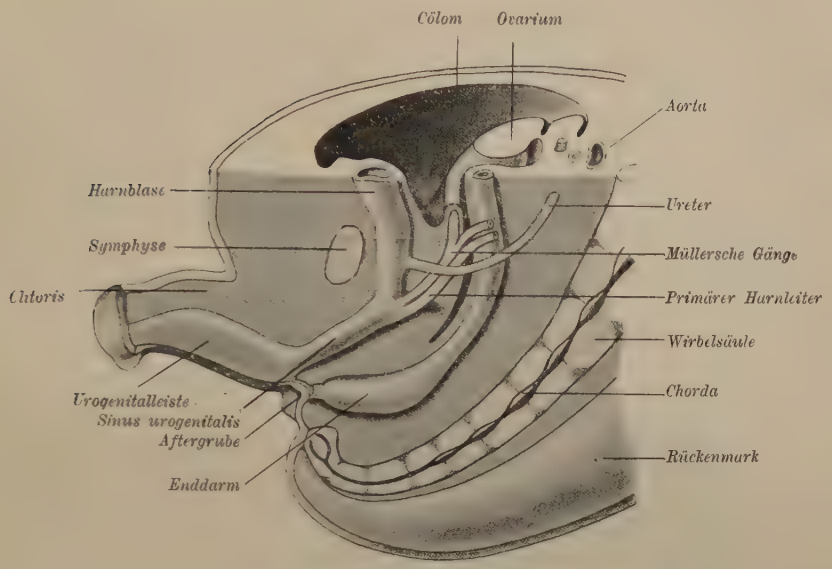



Fig. 370. Anlage des Harngeschlechtsapparates eines weiblichen menschlichen Embryos von 29 mm Nackenlänge. Nach Keibel.
Zwischen Enddarm und Sinus urogenitalis liegt das Septum urogenitale.

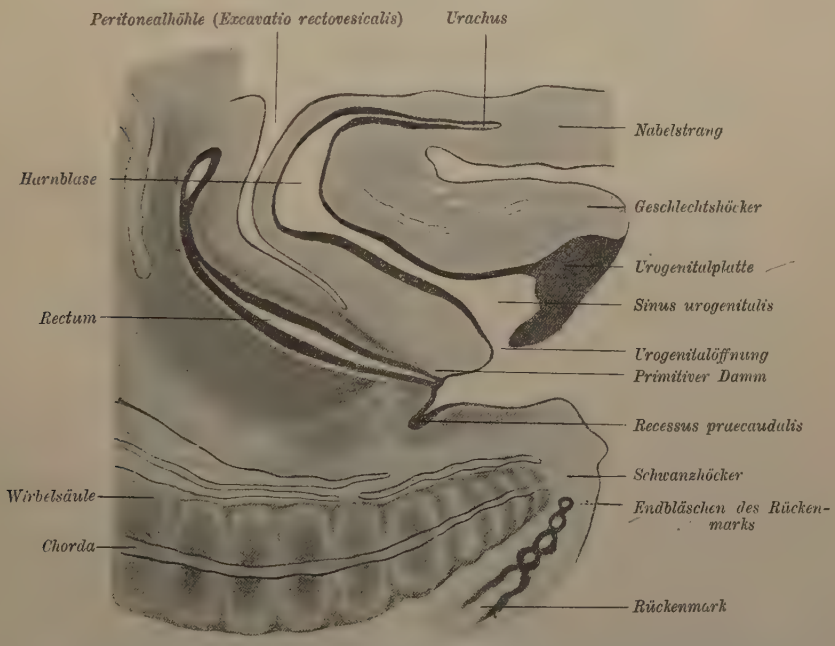



Fig. 371. Medianschnitt durch das hintere Leibesende eines Embryos mit eröffneter Kloake, dessen äußere Geschlechtsteile in Fig. 368 abgebildet sind. Vergr. etwa 32:1.

Durch Verwachsung der mesenchymatösen Dammlippen unter Schwund der sie trennenden Epithelleiste entsteht der sekundäre oder bleibende Damm. Die Verwachsungslinie der Dammlippen erscheint als Raphe perinei (ῥαφή = Naht).

Nach Bildung des sekundären Dammes ist die epidermidale Kloake in den epidermidalen Sinus urogenitalis und in den epidermidalen Anal- oder Afterdarm geschieden. Der Durchbruch der Aftergrube in den Enddarm und die Bildung der Afteröffnung erfolgt bei Embryonen von etwa 3,5 cm Länge. Das wallartig auf dem mesenchymatösen Analhöcker verdickte Epidermisblatt wuchert nach Bildung der Afteröffnung noch ein Stück weit in das Mastdarmende hinein, verdrängt dessen Enteroderm und bildet so die Epidermisauskleidung des Endstückes des Mastdarmes oder das Proktodäum (πρωκτός = Steiß). Die Grenze zwischen Enteroderm und Epidermisblatt bleibt im After zeitlebens eine sehr deutliche.

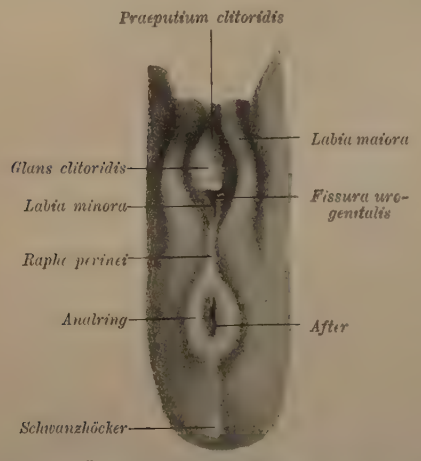



Fig. 372. Äußere weibliche Geschlechtsorgane von einem menschlichen Embryo von 6,5 cm Länge. Vergr. etwa 3:1.

In dem Mesenchym des bei menschlichen Embryonen über 8 cm wieder schwindenden Analhöckers entsteht unabhängig von Myotomen die Muskulatur des Dammes (siehe S. 390).

Der Recessus präcaudalis schwindet beim Menschen spurlos, erhält sich aber bei manchen Tieren, so z. B. beim Dachs, als das zwischen After und Schweifwurzel gelegene „Fettloch".

Die Analdrüsen entstehen nach Art der Knäueldrüsen.

## Entwicklung der Begattungsorgane.

Gleichzeitig mit der Afterbildung entwickeln sich auch die Begattungsorgane. Die ausgebildeten weiblichen äußeren Geschlechtsteile stehen den embryonalen Verhältnissen näher als die männlichen, welche einen bedeutenderen Grad von Umbildungen erkennen lassen.

Bei beiden Geschlechtern verdickt sich das abgerundete Ende des sich verlängernden Phallus zur Eichel oder Glans und setzt sich durch eine seichte Furche gegen den Schaft des Phallus ab (Fig. 374).

Die an der Unterseite des Phallusschaftes gelegene, von zwei schmalen Falten, den Geschlechtsfalten, flankierte Urogenitalleiste wird durch Auflösung ihrer zentralen Zellen zur Urogenitalfurche, die sich kaudalwärts zu der vor dem Damme gelegenen

Urogenitalspalte (Fig. 374) und zur Urogenitalgrube vertieft. Der Grund der Urogenitalgrube, die Urogenitalplatte, wird einerseits durch das Epidermisblatt, andererseits durch eine Wucherung des Enteroderms an der ventralen Wand des Sinus urogenitalis gebildet (Fig. 371).

Mit dem Durchbruch der Urogenitalplatte ist bei Embryonen von ca. 1,9 cm Länge die Urogenitalöffnung hergestellt, in deren Rand das Epidermisblatt an das Enteroderm des stark verkürzten Sinus urogenitalis grenzt (Fig. 371).

Der Sinus urogenitalis beginnt nun am Müllerschen Hügel und endet am Phallus dicht unter der Eichel. Man kann nun an ihm einen

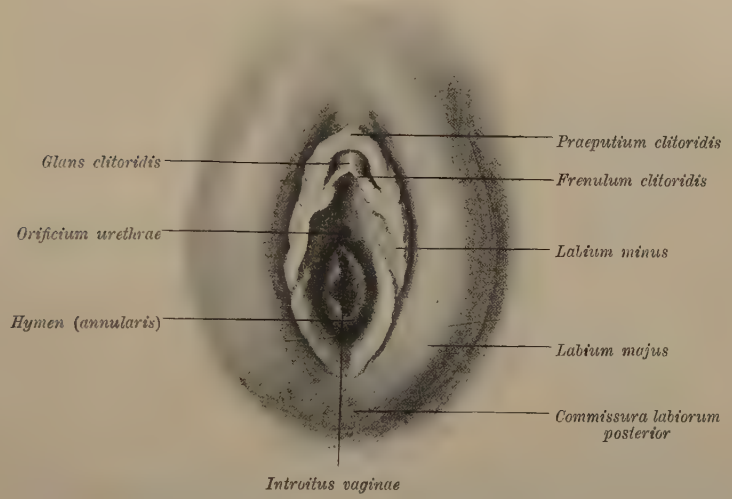



Fig. 373. Äußere weibliche Geschlechtsorgane von einem 7monatigen menschlichen Embryo. Vergr. etwa 3:1.

vom Müllerschen Hügel bis zur Urogenitalöffnung reichenden enterodermalen Beckenteil und den im Gebiete des Phallus gelegenen epidermidalen Phallusteil unterscheiden.

Der Geschlechtshöcker verlängert sich kaudal und umfaßt hufeisenartig mit zwei länglichen Wülsten, den Geschlechtswülsten (Fig. 369 u. 374), den Phallus.

Beim weiblichen Geschlechte erhält sich der Sinus urogenitalis nach Durchbruch der Urogenitalplatte zeitlebens als Scheidenvorhof oder Vestibulum vaginae. Die Genitalwülste werden zu den großen, die Geschlechtsfalten zu den kleinen Schamlippen.

Die Scheidenklappe oder der Hymen (ὑμήν = Häutchen) (Fig. 363) entsteht aus dem Müllerschen Hügel und kommt außer dem Menschen keineswegs allen weiblichen Tieren zu. Sie findet sich beispielsweise bei der Äffin, Stute, Kuh und ist von sehr verschiedener

Gestalt. Beim Menschen unterscheidet man den mondsichelförmigen Hymen semilunaris, den ringförmigen Hymen anularis und den siebförmigen Hymen cribriformis. Infolge der ausgebliebenen Eröffnung der Müllerschen Gänge auf dem Müllerschen Hügel entsteht der undurchbohrte Hymen oder H. imperforatus, eine für die Begattung und den Abfluß der Brunst- und Menstruationsflüssigkeiten höchst hinderliche Hemmungsbildung.

Die großen Schamlippen vereinigen sich durch eine hintere, nicht immer durch eine vordere Commissur und begrenzen die Schamspalte. Der Phallus wird zum Kitzler oder zur Klitoris (κλειτορίς = Kitzler), die im dritten Embryonalmonat von auffallender Länge und hakenartig nach unten gebogen (Fig. 370) die großen Schamlippen überragt und erst später im Wachstum zurückbleibend zwischen ihnen in der Schamspalte geborgen wird.

Die Geschlechtsfalten umfassen den Kitzler nach oben als Praeputium clitoridis und bilden dessen Frenulum und die kleinen Schamlippen. Unter dem Kitzler liegt die Mündung der Harnröhre.

Der epidermidale Teil des Sinus urogenitalis wird von den kleinen Schamlippen umschlossen. Der Rest des Scheidenvorhofs, d. h. Harnröhrenmündung, Scheidenmündung und äußere Fläche des Hymen nebst Glandulae vestibulares gehört zum enterodermalen Teil des Sinus urogenitalis. In Scheide und Harnröhre läßt sich durch nachträgliche Epithelumwandlung keine Grenze zwischen Enteroderm und Epidermisblatt mehr erkennen.

Bei Entwicklung zum männlichen Geschlechte wächst der Geschlechtshöcker zum Penis aus, der im Gegensatze zur Clitoris nicht höckerförmig nach unten gebogen wird.

Die Geschlechtsfalten schließen sich im dritten Fetalmonat zum Canalis urogenitalis in der Richtung gegen die Glans penis zu. Der so entstandene, von der Einmündung des Sinus prostaticus und den Ausspritzungskanälen bis zur Eichelspitze verlaufende Canalis urogenitalis ist vorübergehend durch Epithel verstopft. Man kann an ihm eine vom Epidermisblatte bekleidete, im Gebiete der Glans penis gelegene Pars glandaria, eine im Bereiche der Schwellkörper gelegene Pars cavernosa, eine Pars prostatica und eine enterodermale Pars trigonalis unterscheiden. Seine Mündung auf der Eichelspitze erhält der Urogenitalkanal erst später nach Verwachsung der Fossa rhomboidea.

Die beiden Geschlechtswülste nähern sich während der Verlängerung des Geschlechtshöckers bis zur Berührung und verschmelzen in kaudaler Richtung miteinander zum Hodensack. Am spätesten schließt sich die Urogenitalfurche im Gebiete des aus paarigen medianen Falten hervorgehenden Frenulum praeputii (Fig. 375) im Gebiete der Fossa rhomboidea.

Der den Penis umhüllende Hautüberzug überwächst die Glans penis und hüllt sie als Vorhaut oder Praeputium ein, ohne zunächst von ihr getrennt zu sein.

Die Trennung der Vorhaut von der Eicheloberfläche geschieht erst sekundär durch eine sich in Gestalt eines Kegelmantels zwischen Vorhaut und Eichel in die Tiefe senkende Epidermisleiste. Nach Lösung ihrer zentralen Zellen liegt die Eichel frei in dem verschieblichen Präputium, mit welchem sie nur durch das Frenulum dauernd verbunden bleibt.

Eine am Präputialrande beginnende bis zum After reichende Naht markiert das Gebiet, in welchem die Fissura urogenitalis durch Verwachsung ihrer Ränder geschlossen wurde. Man unterscheidet an ihr verschiedene Strecken als Vorhaut-, Hodensack- und Damm-naht (Fig. 375).

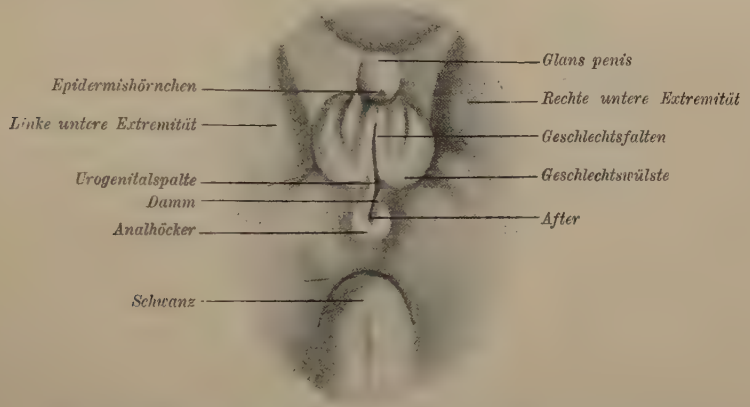



Fig. 374. Äußere männliche Geschlechtsorgane von einem menschlichen Embryo von 31 mm. Vergr. etwa 9:1. Nach Otis.

Das Stützgewebe des Penis verdichtet sich beiderseits um die Urethralrinne zu fibrösen Strängen, die durch reichliche Gefäßentwicklung zum Corpus cavernosum urethrae des Mannes verwachsen oder die getrennten Bulbi vestibuli bei dem Weibe bilden.

Die eigentliche Harnröhre reicht beim Manne von dem Blasenboden nur bis zu den Ausspritzungskanälen auf dem Samenhügel; der übrige distale Teil dient dem Ausflusse des Harnes und Samens = Canalis urogenitalis. Beim Weibe reicht sie vom Blasenboden bis in den Scheidenvorhof und entsteht dadurch, daß der Beckenteil des Sinus urogenitalis eng bleibt, während die Harnblase sich erweitert.

Ebensolche paarige Stränge im Phallusrücken inserieren sich am Os ischii und werden zu den Corpora cavernosa penis beziehungsweise clitoridis. Zwischen den Schwellkörpern des Penis erhält sich ein fibröses Septum, in welchem (z. B. bei Raub- und Nagetieren) durch Verknöcherung ein Rutenknochen entstehen kann.

Der Schwellkörper der Eichel legt sich selbständig an, verwächst aber später mit dem Corpus cavernosum urethrae.

Die akzessorischen Geschlechtsdrüsen müssen in solche des enterodermalen Sinus urogenitalis, in die Vorsteherdrüse oder Prostata (*προΐστημι*) und Urethraldrüsen, und in die Drüsen des Epidermisblattes, die Talgdrüsen der Labia minora, und in die Präputialdrüsen unterschieden werden. Die Vorsteherdrüse oder

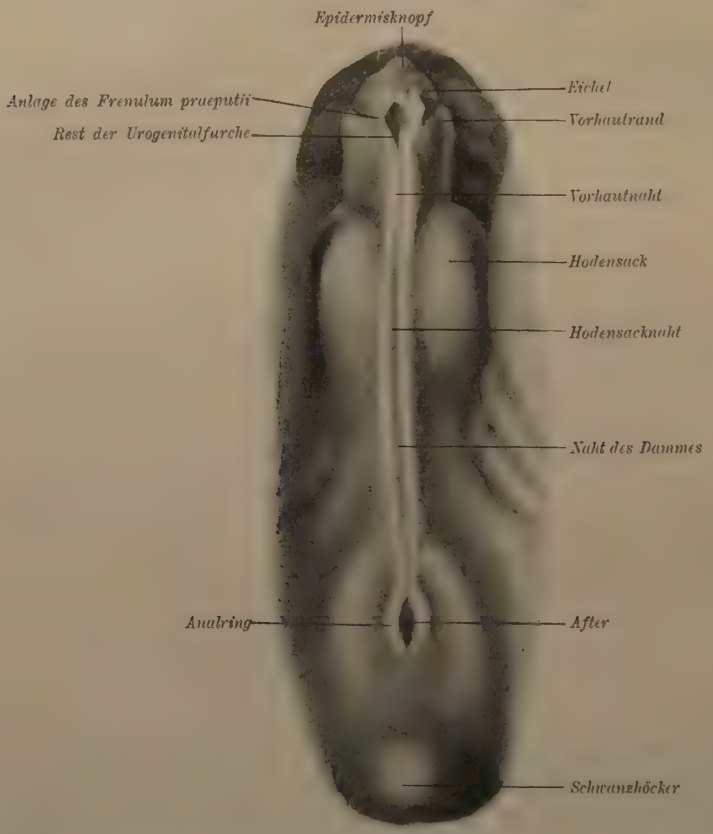



Fig. 375. Äußere männliche Geschlechtsteile eines menschlichen Embryos von 5,3 cm aus dem 4. Monat. Vergr. etwa 12 : 1.
Der Rest der Urogenitalfurche, die Fossa rhomboidea, ist noch nicht geschlossen.

Prostata entsteht bei menschlichen Embryonen im dritten Monat vom Epithel des Sinus urogenitalis aus in Gestalt einzelner in das umgebende Bindegewebe einwachsender Drüsen, die beim Manne durch dichteres Bindegewebe, elastische und glatte Muskelfasern umhüllt und gegen die Umgebung abgesetzt werden (Fig. 357). Beim Weibe bleiben die Drüsenanlagen, ohne durch glatte Muskeln umhüllt zu werden, rudimentär. (Paraurethrale oder Skenesche Gänge.) Die Drüsenknospen erhalten bei beiden Geschlechtern ihre Lichtung erst nach der Geburt.

Die Bulbourethraldrüsen des Mannes und die Vestibulardrüsen des Weibes wachsen aus der dorsalen Wand des Beckenteiles des Sinus urogenitalis als solide Epithelzapfen in das lockere Bindegewebe zwischen Enddarm und Sinus urogenitalis ein und entfalten sich da weiter.

Tabelle zur Übersicht über die homologen Teile des Harngeschlechtsapparates bei beiden Geschlechtern und über deren Herkunft aus der indifferenten Anlage des Harngeschlechtssystems.

| | Indifferente Anlage | Weibliches Geschlecht | Männliches Geschlecht |
|---|---|---|---|
| 1. | Keimepithel | Eizellen und Follikelepithel | Samenzellen und Fußzellen in den Samenkanälchen |
| 2. | Urniere: | | |
| | a) Sexualteil | a) Nebeneierstock mit Rete ovarii und Sexualstränge des Eierstocks | a) Nebenhoden, Rete testis, gerade Hodenkanälchen |
| | b) eigentlicher Urnierenteil | b) Paroophoron | b) Paradidymis |
| 3. | Urnierengang od. primärer Harnleiter | Gartnersche Gänge | Samenleiter und Samenbläschen |
| 4. | Nachniere u. Ureter | Nachniere und Ureter | Nachniere und Ureter |
| 5. | Müllerscher Gang | Eileiter m. Fransentrichter / Gebärmutter und Scheide | Appendix des Nebenhodens, Vagina masculina, Uterus masculinus |
| 6. | Leistenband der Urniere | Rundes Mutterband und Eierstockband | Leitband des Hodens oder Gubernaculum testis |
| 7. | Bauchfellüberzug der Urniere | Mesovarium, Mesometrium und Mesosalpinx | Hodengekröse, Nebenhodengekröse, Mesorchium und Mesodidymis |
| 8. | Sinus urogenitalis | Scheidenvorhof | Harnröhre (Pars prostatica und membranacea) = Canalis urogenitalis |
| 9. | Geschlechtshöcker | Kitzler | Männliches Glied |
| 10. | Geschlechtsfalten | Kleine Schamlippen mit Bulbi vestibuli | Schwellkörper des Canalis urogenitalis |
| 11. | Geschlechtswulst | Große Schamlippen | Hodensack |

Die komplizierte Entwicklungsgeschichte des Afters und des Geschlechtsapparates macht es begreiflich, daß vielfach Störungen in der normalen Entwicklung eintreten und dann zu sehr verschiedengradigen Hemmungsbildungen führen können. Öffnet sich die ursprünglich bis zur Nabelanlage reichende Kloakenhaut vorzeitig, so kann sie zu einer Bauch- oder Blasenspalte mit Kloakenbildung und zu vollständigem Getrenntbleiben des Geschlechtshöckers, zur Penisschisis, oder in geringeren Graden zu wechselnden Formen, zu einer oberen Klitoris- oder Penisspalte, zur Epispadie (ἐπί = auf) führen.

Anderseits können die äußeren männlichen Generationsorgane durch Bestehenbleiben des Sinus urogenitalis, also durch mangelhafte Verwachsung der Geschlechtswülste bei erhaltener Geschlechtsfurche und Kleinbleiben des männlichen Gliedes

weiblichen Typus vortäuschen. Diese Ähnlichkeit wird dann noch durch das auch an und für sich bei normaler Entwicklung der äußeren Geschlechtsteile vorkommende Zurückbleiben eines oder beider Hoden in der Bauchhöhle gesteigert. Man spricht dann von unterer Penisspalte oder Hypospadie und ein- oder doppelseitigem Cryptorchismus (*κρύπτω* = verbergen). Durch Kleinbleiben des Sinus urogenitalis mit abnormer Größenentwicklung des Kitzlers kann scheinbar männlicher Typus vorgetäuscht werden, eine Ähnlichkeit, die durch ein regelwidriges Herabsteigen der Eierstöcke in die großen Schamlippen, die dann an einen gespaltenen Hodensack erinnern, noch gesteigert wird. Gesellen sich zu diesen Mißbildungen noch exzessive Entwicklung von sonst der Rückbildung verfallenden Organen, also der Urnierengänge und des Sexualteils der Urniere beim weiblichen, der Müllerschen Gänge beim männlichen Tiere, so entstehen dadurch scheinbare Zwitterbildungen, welche noch auffallender werden, wenn das betreffende, seinen Keimstöcken nach männliche Tier (z. B. ein Schaf- oder Ziegenbock) Milch gibt.

Maßgebend für das Geschlecht in solchen Fällen ist nur die Beschaffenheit der Keimstöcke.

Zur echten Zwitterbildung gehört das Vorhandensein von zwei, nach verschiedenem Geschlechtscharakter entwickelten Keimstöcken, also das zweifellose Vorkommen von Hoden neben Eierstöcken und umgekehrt.

Bleibt die von Mesenchym durchwachsene Kloakenhaut bestehen, so kommt es zur Atresia ani oder zur Atresie des Sinus urogenitalis. Bleibt die Dammbildung und mit ihr die Sonderung in After und Fissura urogenitalis aus, so besteht eine nach Durchbruch der Kloakenhaut dauernde Kloakenöffnung als Hemmungsbildung.

## V. Die Entwicklung der Nebennieren.

An den Nebennieren der Säugetiere und des Menschen sind die Rinden- und Marksubstanz nach Lage, Entwicklung und histologischem Bau scharf auseinanderzuhalten.

Die strang- und netzförmig angeordneten epithelialen Zellen der Rinde enthalten die fettartigen Lipoidkörnchen (*λίπος* = Fett) und Pigment.

Die Marksubstanz hingegen besteht aus sympathischen Nervenzellen und phäochromen (*φαιός* = braun, *χρῶμα* = Farbe) sich in chromsauren Salzen braunfärbenden Zellenhaufen.

Bei niederen Wirbeltieren bleiben die zur Nebenniere der Säuger und des Menschen vereinigte Rinden- und Marksubstanz zeitlebens als besondere Organe, als „Interrenal-“ und „Suprarenalorgan“, getrennt. Demgemäß ist auch die Anlage dieser Organe und der Nebenniere eine zweifache.

So entstehen z. B. bei den Fischen zu beiden Seiten des Mesenteriums von der Vorniere bis zur Kloake aus dem Cölomepithel kleine metamere Wucherungen, die Zwischennierenknospen. Ebensolche findet man in der Lendenregion bei Säugetier- und Menschenembryonen (von etwa 6 mm Länge). Sie lösen sich bald vom Cölomepithel ab und bilden sich zum Teil zurück. Zum anderen Teile aber

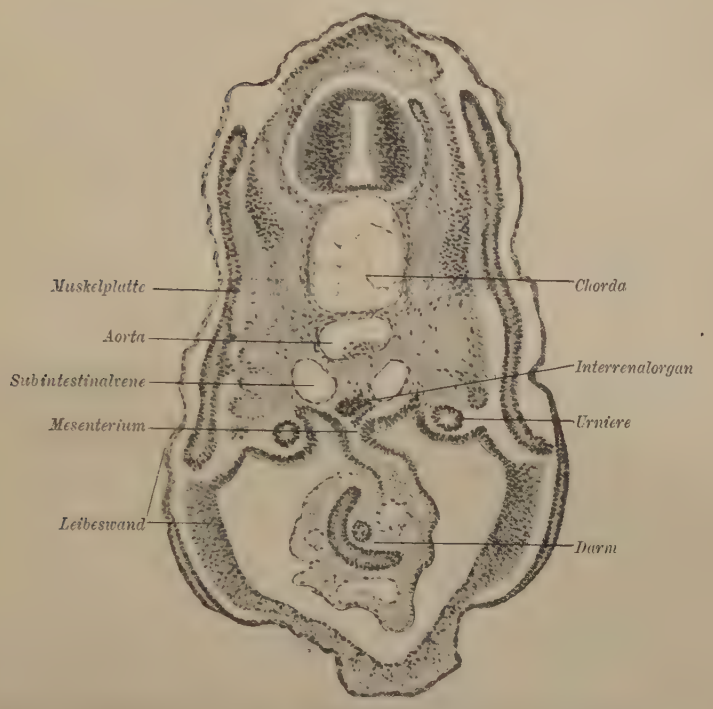



Fig. 376. Querschnitt durch einen Selachier-Embryo von 12 mm. Vergr. etwa 70 : 1.

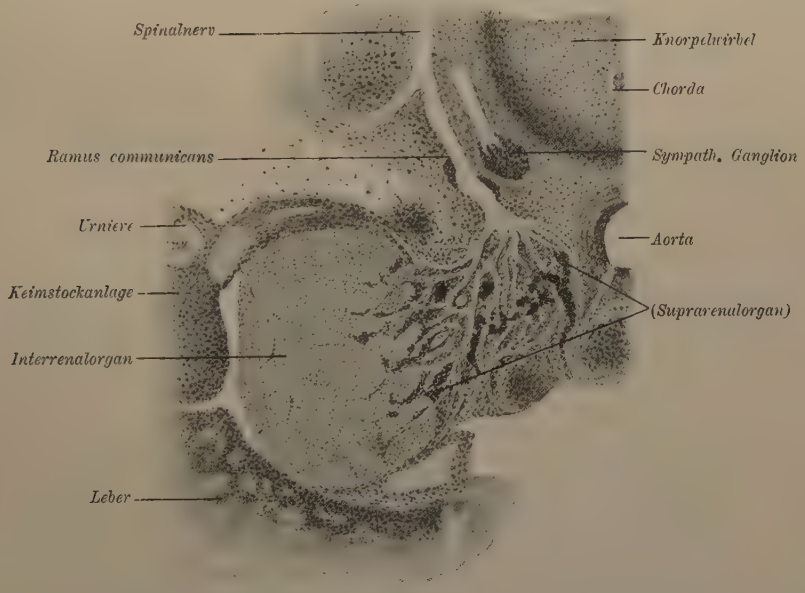



Fig. 377. Querschnitt durch die rechte Nebenniere des menschlichen Embryos in Fig. 126. Vergr. etwa 70 : 1.

vereinigen sie sich zu einem beiderseits am medialen Rande des oberen Urnierendrittels zwischen der Aorta und der Keimstockanlage befindlichen Organ, dem Interrenalorgan (Fig. 376).

Die Suprarenalorgane entstehen dagegen aus der Sympathicusanlage. Die von ihr abwuchernden Zellen kann man beim Menschen im dritten Embryonalmonate als Sympathoblasten und Phäochromoblasten unterscheiden. Jene werden zu sympathischen Nerven-, diese zu phäochromen Zellen. Bei den höheren Wirbeltieren löst sich (siehe Fig. 378) die Mehrzahl dieser Zellen von den sympathischen Ganglien ab, verbindet sich mit den Interrenalorganen zur Bildung der Nebennieren (menschliche Embryonen von 17—19 mm Länge), bleibt aber durch seine Neuriten mit dem Sympathicus in Verbindung.

Die anfänglich außerhalb der Interrenalorgane gelegenen Suprarenalorgane werden in der Folge von dem Interrenalgewebe umwuchert und umkapselt zu deren Mark. Damit ist die bleibende charakteristische Verteilung von Rinde und Mark der Nebenniere gegeben. Schon bei menschlichen Embryonen aus dem zweiten Monat ordnen sich die epithelialen Rindenzellen zu den Strängen der Zona reticularis, fascicularis und glomerulosa. Die Bindegewebskapsel der Nebenniere liefert das sie umgebende Mesenchym. Die anfangs des dritten Monates schon in ihrer bleibenden Lage befindlichen, dem kranialen Nierenpol aufsitzenden Nebennieren bleiben bis zur Ausbildung ihrer definitiven Blutgefäße klein (Fig. 354), wachsen dann aber sehr rasch (Fig. 361) und erreichen schon im sechsten Embryonalmonate ihre definitive Größe von 4—5 cm.

Die physiologische Bedeutung des chromaffinen Gewebes besteht in der Produktion eines Stoffes, den man, da sein Vorhandensein zuerst in der Nebenniere festgestellt wurde, Adrenalin genannt hat. Er gelangt in den Blutkreislauf und beeinflußt den Gefäßtonus.

Kleine, von der Nebennierenrinde abgespaltene Teile können in der Nähe der inneren Geschlechtsorgane liegen bleiben und deren Verlagerungen mitmachen. Echte aus Rinde und Marksubstanz bestehende „Beinebennieren“ sind in seltenen Fällen im Plexus solaris und als „akzessorische Nebennieren“ im Mesometrium, Mesorchium usw. gefunden worden. Gänzliches Fehlen der Nebennieren ist bei Totgeborenen, mangelhafte Entwicklung und Hufeisennebennieren sind mitunter beobachtet worden.

# Register.

(Die Ziffern bedeuten die Seitenzahlen.)


Accessorius 284.
Acervulus 277.
Achsenfaden 12, 29.
Achsenskelet 72.
Achsenstrang 112.
Acusticus 283, 293.
Adäquale Furchung 51, 52.
Adeciduaten 195, 199.
Äquale Furchung 51, 61.
Äquationsteilung 26, 38.
Äquatorialfurche 54, 55.
Äußerer Gehörgang 297.
After 76, 90, 168, 172, 467.
Afterdarm 315, 470.
Aftergrube 91, 468.
Aftermembran 91, 172.
Akustikus 283.
Albuginea 448, 453, 455.
Allantochorion 185, 193, 208.
Allantois 177, 184, 186, 201, 207, 222, 231.
Allantoisgang 184, 477.
Allantoiskreislauf 357, 381.
Allantoplacenta 194.
Altersdifferenzen 5.
Amboß 425.
Amniogenes Chorion 179, 211, 217, 223, 234.
Amnion 177, 179, 181, 186, 205, 207, 223, 229, 234.
Amnionflüssigkeit 182, 235.
Amnionnabel 180.
Amnionnabelstrang 181.
Amnionnaht 181.
Amnionscheide des Nabelstranges 188.
Amnioten oder Amniontiere 177.
Amphimixis 44.
Amphioxus lanceolatus 52, 70.
Analdrüsen 470.
Analhöcker 468.
Anamnien oder amnionlose Tiere 177.
Angiomeren 366.
Anhangsorgane 1, 3.
Animaler Pol 18.
Anpassung 2, 6.
Anuren 78.
Aplacentalier 193, 194.
Aorta 357, 367.
Appendix testis 451.
Aquaeductus cerebri 271.
Archencephalon 120.
Archenteron 70.
Area infranasalis 162.
— opaca 61.
— pellucida 61, 116.
— triangularis 162.
— vasculosa 117, 179, 350.
— vitellina 117, 179, 350.
Areolae 259.
Areolarzone 259.
Arterien 365.
Arteria centralis nervi optici 312.
Arteria hyaloidea 305, 308, 312.
Artiodaktylen 206.
Aspermie 13.
Aspermatismus 13.
Atrioventricularfurche 358.
Atrioventrikularklappen 364.
Aufhängeband der Linse 305.
Augenanlage 121, 165.
Augenbecher 303.
Augenblase 121, 146, 299, 300.
Augenblasenstiel 146, 300.
Augenlider 314.
Augenmuskeln 390.
Augenspalte 304, 305.
Auricularhöcker 297.

Balken 273.
Bandapparat der Keimstöcke 460.
Basalplatte 244.
Bauchspeicheldrüse 341, 346.
Bauchstiel 231.
Belegknochen 421, 423.
Becherlarve 66.
Beckengürtel 430.
Befruchtung 30, 38.
Befruchtungsbahn 65.
Befruchtungsebene 65.
Befruchtungstheorie 38.
Begattungsorgane 470.
Bindehaut 314.
Bindesubstanzen 347.
Blasenbänder 445.
Blasenfollikel 454.
Blastocoel 55, 56, 59.
Blastoderm 61.
Blastomeren 50.
Blastoporus 105, 108.
Blastula 55, 57, 59.
— des Branchiostoma 70.
— des Frosches 78.
— des Wassermolchs 78.
Blinddarm 319.
Blinzknorpel 314.
Blut 349, 354.
Blutgefäße 349.
Bodenplatte 123.
Bogengänge 289, 290.
Bowmansche Kapsel 142, 438.
Branchiostoma 70.
Bronchien 339.
Brücke 278.
Brunst 30, 190.
Brustbein 403, 408.
Brusthöhle 393.
Brustwand 131.
Bulbourethraldrüsen 475.
Bulbus arteriosus 358, 367.
— vestibuli 473.
Bursa ovarii 462, 463.
— testis 463.

Caecum cupulare 290, 292.
— vestibulare 289.
Calyx 32, 441.
Canalis auricularis 358.
— craniopharyngeus 276.
— inguinalis 465.
— neurentericus 74, 91.
— urogenitalis 472.
Carotidendrüse 335.
Cartilago cricoidea 337.
— cuneiformis 338.
— epiglottica 338.
— thyreoidea 337.
Caruncula lacrymalis 314.
Caudalhöcker 170.
Cellulae mastoideae 297.
Centriol 27.
Centrosoma 27.
Cerebellum 122.
Cervicalkanal 459.
Chalacen 21.
Choanen 155.
Chondriokonten 9.
Chondriomiten 9.
Chondriosomen 9, 45.

Chorda dorsalis 72, 84, 87, 88, 112, 113, 395, 399, 409.
Chordakanal 104, 112.
Chordaplatte 112.
Chordascheide 396.
Chordaschleife 411.
Chorda tympani 296.
Chorioidea 309.
Choriocapillaris 311.
Chorion 177, 235.
Chorionfelder 209.
Chorionzotten 237.
Chromatolyse 34.
Ciliarkörper 310.
Ciliarmuskel 310.
Clavicula 429.
Coelenteron 70.
Cölom 72, 73, 392.
Cölomwulst 129.
Commissuren des Gehirns 121, 122, 273.
Compacta 217, 227.
Conus inguinalis 463.
— terminalis 270.
Copula 418.
Corona radiata 31.
Corpora cavernosa 473.
Corpus candicans 33.
— fibrosum 33.
— fibrosum atreticum 34.
— luteum 32, 33.
— nigrescens 33.
— rubescens 33.
— restiforme 279.
Cremaster 466.
Cumulus ovigerus 454.
Cuticula 22.
Cutis 250.
Cutisplatte 128.
Cutiswall 259.

Damm 468.
Dammnaht 473.
Darm 315.
Darmbein 430.
Darmblatt 72.
Darmbucht 130.
Darmmesenchym 128.
Darmkanal 315.
Darmhöhle, primitive 83, 105.
Darmlarve 66, 70.
Darmnabel 179.
Darmpforte 130.
Darmrinne 130.
Darmschlinge, primitive 318.
Dauerdarm 73.
Dauermund 71.
Dauerorgan 2. 4.
Dauerniere 134, 434.
Decidua 191, 195, 226.
Deciduaten 195, 215.
Deciduazellen 224.
Deckplatte 74, 123.
Deckknochen 421, 423.
Deckschichte der Blastula 78.
— der Epidermis 250.
— des Trophoblast 97, 213, 229, 237.
Dendriten 267.
Dentale 420.
Dentin 330.
Descensus der Keimstöcke 460.
Detrituszone 219, 225, 230.
Deuterencephalon 120.
Dickdarm 319, 321, 325.
Diencephalon 122.
Dilatator pupillae 310.
Discoblast 61.
Discoidale Furchung 51, 57.
Dotter 15, 16.
Dotterblatt 61, 99, 105.
Dotterentoblast 83, 99, 105.
Dotterfeld 79.
Dottergang 178, 247.
Dotterhof 117, 179.
Dotterpfropf 81.
Dotterpol 18.
Dottersack 178, 179.
Dottersackvenen 133, 179, 372, 376.
Dottersyncytium 59.
Dottervakuolen 59.
Dotterzellen 54.
Drüsenfeld 260.
Drüsenkammern 218.
Ductuli aberrantes 451.
Ductus arteriosus 368, 382.
— choledochus 341.
— cochlearis 289.
— cysticus 341.
— Cuvieri 360, 373.
— endolymphaticus 289.
— ejaculatarii 451.
— hepaticus 341.
— nasopharyngeus 159.
— perilymphaticus 294.
— pleuropericardiacus 393.
— reuniens 289.
— thyreoglossus 335.
— utriculosaccularis 289.
— venosus 373, 382.
Dünndarm 319, 321.
Dunkler Fruchthof 61, 117.
Duodenum 316, 325.

Eiachse 18.
Eiäquator 18.
Eiballen 452.
Eichel 470.
Eiepithel 454.
Eier 14.
Eierstock 25, 451.
Eierstocksei 15.
Eifurchung siehe Furchung.
Eihügel 454.
Eihüllen 19, 20.
Eikern 36, 41.
Eileiter 455, 457.
Eimembran 15, 19.
Einhufer 199
Eireife 30, 34.
Eiserie 30.
Eiweißhülle 19.
Eiweißschnüre 21.
Eizellen 9, 14, 454.
— dotterarme 17.
— dotterreiche 17.
— isolecithale 17.
— oligolecithale 17
— polylecithale 17.
— telolecithale 18.
Ektoblast 67, 68.
— des Blanchiostoma 70.
— der Amphibien 82.
— embryonaler 99.
Ektoplacentarwulst 117.
Embryo 1.
Embryoblase 98.
Embryocystis 98.
Embryogenie 68.
Embryologie 1.
Embryonalanhänge 4, 177, 178, 186, 229.
Embryonalbezirk 178.
Embryonalkern 38, 42, 50.
Embryonalknoten 62, 97.
Embryonalorgane 4.
Embryonalschild 95, 99.
Embryonalspindel 42.
Embryonalzelle 38.
Embryotrophe 193, 214, 246.
Empfängnisbügel 41.
Encephalomeren 123.
Endhirn 122.
Endknospe 92.
Endocardkissen 363.
Endocöl 125.
Endolymphe 288.
Endscheibe 12, 29.
Enterocölom oder Enterocöl 72.
Enteroderm 72, 113.
Entoblast 67, 69.
— des Branchiostoma 70.
— der Amphibien 83, 84.
Entwicklungslehre 1.
Entwicklung, zentrale, exzentrische, interstitielle 196.
Entypie 98, 186.
Ependym 264, 266.
Epidermicula 330.
Epidermis 250.
Epidermisblatt 73, 250.
Epididymis 451.
Epigenesis 3.
Epiglottis 336.
Epikeras 251.
Epiphyse 122, 276.
Epithelkörperchen 335.
Epitrichium 251.
Eponychium 251, 263.
Epoophoron 460.

Ergänzungshöhle 83, 94.
Ergänzungsplatte 84, 90, 101, 102.
Evolutionslehre 3.
Exocöl 125.
Extremitätenhöcker 174.
Extremitätenleiste 174.

Facialis 283.
Fascia cremasterica 467.
Fibrinoidschicht der Placenta 242.
Fila olfactoria 288.
Filum terminale 270.
Fissura ani transversa 467.
Flossen 172.
Follikelreife 30.
Fontanellen 423.
Foramen ovale 382.
— interventriculare 271.
Fovea inguinalis 465.
Foveola coccygea 170.
Frenulum präputii 472.
Frosch 78, 83, 88.
Fruchtblase 14.
Fruchthöfe 116.
Fruchtkuchen 193.
Fruchtschmiere 252.
Fruchtwasser 235.
Funiculi cuneati 279.
— graciles 279.
Funktionswechsel 4.
Furchung 49, 51, 52, 55, 61.
Furchungsebene 65.
Furchungshöhle 55.
Furchungskern 50.
Furchungsspindel 42.
Fußzellen 27, 448.

Gallenblase 341.
Gallengänge 343.
Gallerthülle 19, 199.
Ganglien 281.
Ganglienleiste 124, 263.
Ganglienreihe 124.
Ganglion acusticum 288.
— cochleae 283, 292.
— nervi optici 307.
— spirale 292.
— vestibuli 283, 292.
Gartnersche Gänge 460.
Gastraler Mesoblast 111.
Gastrula 66.
Gastrulation 66.
— des Branchiostoma 70.
— der Amphibien 78.
— der Sauropsiden 94.
— der Amnioten 93.
— des Menschen 115.
Gastrulagrube 96.
Gastrulaknoten 100.
Gaumen 157.
Gaumenfortsätze 157.
Gaumenleiste 157.
Gaumenspalte 158.
Geburt 247.
Gefäßhof 116, 179, 350.
Gefäßzellen 133, 352.
Gefäßzotten 237.
Gehirn 270.
Gehörgang 151, 299.
Gehörknöchelchen 296.
Gehörorgan 288.
Gekröse 315.
Gekrösplatte 315.
Gelber Körper 32.
Gelenke 431.
Genitalstrang 448, 456.
Geruchsorgan 287.
Geschlechtsapparat 445.
Geschlechtsfalten 470.
Geschlechtsleiste 145.
Geschlechtshöcker 467.
Geschlechtsreife 5.
Geschlechtsunterschiede 5.
Geschlechtswülste 471.
Geschlechtszellen 9.
Geschmacksorgan 286.
Geschmacksknospen 286.
Gesicht 166.
Gewebe 1, 67, 68.
Gewölbe 273.
Glandulae bulbo-urethrales 475.
Glandula pinealis 122.
Glaskörper 305.
Glaskörperraum 305.
Gliazellen 266, 308.
Gliedmaßen 172, 426.
Glomeruli 136, 438.
Glossopharyngeus 283.
Gonaden 9, 25, 446.
Gonocöl 125.
Grenzfalte 116.
Grenzhaut 123.
Großhirn 122.
Grundschicht der Blastula 78.
— der Epidermis 250.
— des Trophoblast 213, 229, 237.
Gubernaculum testis 463.
Gyri 274.

Haare 252.
Halbplacenten 195.
Hämalbogen 395, 403.
Haftstiel 231.
Hals 167.
Halsbucht 151.
Halsdreieck 151.
Halsknötchen 11, 29.
Hammer 420, 425.
Harnapparat 433.
Harnblase 441, 445.
Harnkanälchen 135, 438.
Harnröhre 444.
Harnsack 185.
Hauptspermium 41, 43.
Hauptstück 12.
Haut 249.
Hautdrüsen 257.
Hautmuskelplatte 127.
Hautnabel 179.
Hautplatte 128.
Hebemuskel des Hodens 466.
Helix 298.
Heller Fruchthof 61, 116.
Herz 128, 130, 356.
Herzbeutel 130, 392.
Herzgekröse 133.
Herzohren 358.
Herzplatte 133.
Herzschlauch 133.
Herzwulst 128.
Hinterdarm 316, 318.
Hinterhauptsbein 423.
Hinterlippe des Urmundes 72.
Hippomanes 204.
Hirnanlage 120.
Hirnbläschen 119.
Hirngliederung 117.
Hirnhäute 279.
Hirnmantel 272.
Hirnnerven 280, 283.
Hirnstiele 277.
Hirnventrikel 122.
Histogenie 2, 68.
Hoden 25, 448.
Hodensack 462, 467.
Hörbläschen 288.
Hörgrube 288.
Hörplatte 288.
Hörzellen 292.
Holoblastier 51.
Holoblastische Eier 51.
Hornschale 19.
Hüllen des Hodens 465.
Hufe 262.
Hund 215.
Hymen 471.
Hypochordale Spange 398, 402.
Hypoglossus 283.
Hypolemmaler Raum 35, 40.
Hypophyse 271, 275, 276.

Idioplasma 45.
Idiozoma 15, 27.
Implantation 197, 226.
Inäquale Furchung 51, 55, 57.
Infundibulum 122, 275.
Interrenalorgan 476.
Interstitielle Zellen des Eierstocks 455.
— Hodenzellen 449.
Intervertebralscheibe 397.
Intervillöse Räume 237, 240.
Iris 309.

Kalkschale 19.
Kaninchen 222.
Karunkeln des Uterus 211.

Katze 215.
Kaudalhöcker 170.
Kehlkopf 336.
Keim 15, 18, 19, 51.
Keimbläschen 15.
Keimblase 55, 62, 96.
Keimblätter 1, 67, 78, 93, 115.
Keimdrüsen 25.
Keimepithel 446, 452.
Keimfalte 446.
Keimfleck 15.
Keimhaut 61.
Keimhöhle 55.
Keimleiste 25, 446.
Keimling 62.
Keimpforte 105.
Keimplasma 45.
Keimpol 18.
Keimring 61, 117.
Keimscheibe 51, 57.
Keimstöcke 25, 446.
Keimstränge 447, 448, 452.
Keimwall 61.
Keimzellen 9, 25, 446, 448.
Kieferbogen 151.
Kiefergelenk 425.
Kiemen 150.
Kiemenapparat 147.
Kiemenarterie 148.
Kiemenbogen 77, 148.
Kiemendeckel 151.
Kiemenspalten 76, 147, 148.
Kiementaschen 148.
Kitzler 471.
Klauen 262.
Kleinhirn 122.
Klimakterium 30.
Klitoris 472.
Kloake 467.
Kloakenfurche 467.
Kloakenhaut 172, 467.
Kloakenhöcker 467.
Knöcherner Schädel 421.
Knochenskelett 405.
Knorpelschädel siehe Chondrocranium.
Knorpelskelett 399.
Konvergenz 3.
Körperplasma (Arbeitsplasma) 45.
Körperzellen 9.
Kopf 145, 408.
Kopfbeuge 411.
Kopfdarm 147.
Kopffalte 116.
Kopfkappe 11, 28.
Kopfmesenchym 127, 409.
Kopfplatte 127.
Kopfskelet 408.
Kotyledonen 204, 212, 244.
Krallen 262.
Kranzband der Leber 345.
Kreislauf, embryonaler 381.
Kreuzfurche 54, 55, 65.
Krypten 324.

Labyrinth 288, 293.
Laich 22.
Lamina basilaris 294.
— fusca 311.
— perforata 277.
— spiralis 294.
— terminalis 122, 272.
Lanugo 255.
Lanzettfischchen 52.
Larvenmund 76.
Latebra 19.
Latitudinalfurchen 54.
Leber 341.
Leibeshöhle 72.
Leistenkanal 465.
Leitband des Hodens 463.
Levator ani 389.
Lider 165.
Ligamentum arteriosum 384.
— caudale 170.
— infundibulopelvicum 462.
— ovarii 461.
— ovaricopelvicum 462.
— suspensorium ovarii 462.
— uteri teres 461.
Limitans chorioideae 306.
— externa 123, 266, 308.
— interna 264, 308.
Linse 302.
Linsenfasern 302.
Linsengrube 302.
Linsenkapsel 303.
Linsenplatte 302.
Linsensäckchen 302.
Linsenporus 302.
Linsensterne 303.
Lippen 164.
Lippenfurche 164.
Lippenspalte 166.
Liquor amnii 235.
— folliculi 454.
Luftröhre 338.
Lunge 339.
Lungenarterie 368.
Luteinzellen 32.
Lymphgefäße 380.
Lymphknoten 325, 381.

Macula lutea 308.
Magen 316, 324.
Makromeren 54.
Mandibula 425.
Mantelspalte 272.
Markscheide 282.
Marksegel 278.
Markstränge 447, 452.
Mastdarm 319.
Meckelscher Knorpel 419.
Meconium 346.
Medulla oblongata 278.
Medullarrohr 120.
Membrana basilaris 294.
— bucconasalis 156.
— hyaloidea 305.
Membrana limitans 239, 250, 264.
— obturatoria 148.
— obturatoria der Kiemenspalten 148.
— pupillaris 292, 309.
— terminaus 251, 348.
— vestibularis 294.
Meningen 279.
Mensch 115, 225.
Menstruation 191.
Meroblastier 51.
Merogonie 46.
Mesencephalon 120, 122.
Mesenchym 69, 127, 347.
Mesenterialplatte 125.
Mesenterium 75, 315.
Mesepididymis 463.
Mesoblast 67, 69, 72.
— der Amnioten 108, 114.
— des Branchiostoma 72.
— — Frosches 88.
— — Kopfes 90.
— — Menschen 116.
— — Molches 84.
— — Rumpfes 90.
— dorsaler 75, 90, 115.
— gastraler 87, 111.
— parietaler 75.
— peripherer 112.
— prostomaler 87, 111.
— ventraler 75, 90, 115.
— visceraler 75.
Mesoblastfalten 72.
Mesoblasthof 116.
Mesocardium 133.
Mesodeferens 463.
Mesogastrium 318.
Mesonephros 134.
Mesorchium 463.
Metameren 72.
Metanephros 134, 434.
Metencephalon 122.
Mikromeren 54.
Mikropyle 38.
Milchdrüsen 257.
Milz 381.
Mißbildungen 5.
Mitteldarm 316, 318.
Mittelhirn 120, 277.
Mittelohr 295.
Monospermie 43.
Morula 54, 59.
Müllerscher Gang 445, 448, 451, 455.
— Hügel 448, 471.
Müllersche Stützzellen 308.
Mund 76, 90, 147, 164.
Mundbucht 91, 145.
Munddarm 315.
Mundhöhle 164, 325.
Mundspalte 164.
Muskelplatten 127, 385.
Muskulatur, glatte 384.
— quergestreifte 385.
Musculus stapedius 297.

Mutterkuchen siehe Placenta.
Myelencephalon 122, 278.
Myelomeren 123.
Myoblasten 387.
Myocardium 133.
Myocoel 73.
Myomeren 75, 127, 385.
Myosepten 75, 386.
Myotome 75, 127, 385.

Nabelarterien 185, 357, 382.
Nabelbläschen 187, 201, 207, 222, 229, 233.
Nabelblasenfeld 201.
Nabelblasengang 247.
Nabelblasenkreislauf 357.
Nabelblasenplacenta 194.
Nabelfalte 116.
Nabelgefäße 246.
Nabelschnur oder Nabelstrang 187, 246.
Nabelvene 185, 372, 376, 382.
Nachafter 91.
Nachfurchung 61.
Nachgeburt 247.
Nachniere 134, 434.
Nackenbeuge 147.
Nackenböcker 147.
Nährzellen 27.
Nagel 262.
Nagetiere 222.
Narbe 30.
Nase 162.
Nasenfortsätze 155.
Nasengaumengänge 159.
Nasenrinne 155.
Nasenhöhle 157, 159.
Nasenkapseln 417.
Nasenknorpel 162, 164.
Nasenloch 155.
Nasenmuscheln 159, 161, 424.
Nasenrachengang 159.
Nebeneierstock 460.
Nebenhöhlen der Nase 161.
Nebenhoden 451.
Nebenniere 476.
Nebenspermien 43.
Nephromeren 136.
Nephrostome 136.
Nephrotome 136.
Nervenblatt der Netzhaut 305.
Nervenplatte 73, 263.
Nervensystem 263.
Nervus acusticus 293.
— cochleae 293.
— vestibuli 292.
Netz 320.
Netzhaut 299, 306.
Neuralbogen 396.
Neuralplatte 73, 84, 117, 263.
Neuralrinne 73.
Neuralrohr 74, 108, 117.
Neuralwülste 74.
Neurilemma 282.
Neurit 264, 266.
Neuroblasten 264.
Neurocranium 411, 413, 422.
Neuroglia 266.
Neuromerie 123.
Neuron 268, 292.
Neuroporus 74, 119.
Neurospongium 266.
Niere siehe Nachniere.
Nierenbecken 435.
Nierenkapsel 439.
Nierenpapillen 439.

Oberkieferfortsatz 152.
Obplacenta 224.
Odontoblasten 330.
Ösophagus siehe Speiseröhre.
Ohrenschmalzdrüsen 299.
Ohrfalte 298.
Ohrkapsel 293, 412.
Ohrmuschel 151, 297.
Ohrtrompete 295.
Olfactorius 275.
Oliven 278.
Omphalochorion 193.
Omphaloplacenta 194.
Ontogenie 1.
Oocentrum 15, 27.
Oocyten 25, 454.
Oogonien 25.
Oolemma 19, 454.
Ooplasma 15.
Operculum 151.
Ophtalmencephalon 121, 275, 299.
Opticus siehe Sehnerv.
Organogenie 2, 68.
Organon spirale 292.
— vomeronasale 154, 161, 288.
Ostium atrioventriculare 363.
Otolithen 292.
Ovales Fenster 293.
Ovarium 25.
Ovipare Tiere 16.
Ovovivipare Tiere 16.
Ovium 15, 25, 37.
Ovulation 30, 33.

Paarhufer 206.
Paläonthologie 1.
Pankreas 346.
Palato-Quadratum 425.
Papilla palatina 157.
Papillarmuskeln 365.
Parachordalknorpel 413.
Paradidymis 451.
Paraphyse 122, 277.
Parietalorgan 277.
Parietalhöhle 128, 129, 392.
Parietalzone 115.
Paroophoron 460.
Pars frondosa chorii 239.
— laevis chorii 239.
— villosa chorii 239.
Parthenogenese 42, 66.
Partielle Furchung 51, 57.
Paukenhöhle 295.
Penis 472.
Pentadaktylie 427.
Perforatorium 11.
Periderm 250.
Perineurium 282.
Periphere Nerven 280.
Perissodaktylen 199.
Pferd 199.
Phallus 467, 470.
Pharynx 317.
Phylogenie 1.
Pigmente 16.
Pigmentblatt der Netzhaut 305.
Pinnae 172.
Placenta 192.
— arcolata 209.
— diffusa 195.
— discoidea 196, 225.
— fetalis 193, 235, 237, 239.
— materna 193, 221, 224, 237, 242.
— multiplex 195, 206.
— zonaria 196.
Placentalier = placentale Säugetiere 193.
Placentarraum 245.
Placentarsepten 244.
Placentarwulst 224.
Placentome 212.
Plasmodesmen 267.
Plasmodien 198, 237.
Pleurahöhle 133, 393.
Plicae ary-epiglotticae 337.
Plica eucephali ventralis 120.
— rhombo mesencephalica 121.
Polare Differenzierung 65.
Polarität der Eizellen 18.
Polocyten, Polzellen 25, 36.
Polspindel 35.
Polyspermie 43.
Polzelle 25, 36.
Postbranchiale Körperchen 335.
Präformationslehre 3.
Präputium 473.
Primärfollikel 452.
Primärfurche 53, 55, 274.
Primärer Harnleiter 136, 141.
Primaten 225.
Primitive Darmhöhle 83, 105.
— Darmschlinge 318.
Primitiver Darm 83, 94, 105.
Primitivknoten 100.
Primitivorgan 2, 116.

Primitivplatte 96.
Primitivrinne 107.
Primitivstreif 90, 107.
Proamnion 179.
Processus vaginalis peritonei 463.
— globularis 156.
— neuroporicus 119, 122.
— vaginalis peritonei 465.
Prochorion 215.
Proctodäum 470.
Pronephros 134
Prosencephalon 120.
Prostata 474.
Prostoma 70.
Prostomaler Mesoblast 111.
Protentoblast 83, 105.
Pterygien 173.
Pyramidenbündel 278.

Rachen 316.
Rachenhaut 91, 145.
Radiärfaserkegel 308.
Radiärfurchen 57.
Randfaden 12.
Randhämatom 220.
Randsinus 245.
Rautenhirn 120, 278.
Recessus labyrinthi 289.
— opticus 122.
— praecaudalis 468.
Reduktionsteilung 26, 38, 44.
Reh 112.
Reichertscher Knorpel 420.
Reifei 25.
Reifespindel 35.
Reptilien 94.
Reteblasten 447, 452.
Retinacula 454.
Retrobranchialleiste 151.
Rhinencephalon 275.
Rhombencephalon 120, 122, 278.
Riechfelder 145.
Riechgruben 154.
Riechorgan 154.
Riechplatte 154.
Riechsäcke 154.
Riechzellen 288.
Riesenzellen 244.
Rindenfurchen 274.
Rippen 403, 408.
Rudimentäre Organe 4.
Rückenfurche 84, 108.
Rückenmark 264.
Rückensaite 72.
Rumpfskelet 395.
Rumpfmesenchym 127.
Rundes Fenster 293.
Ruthenknochen 473.

Sacculus 289.
Samenblasen 451.
Samenhügel 451.
Samenkanälchen 448.
Samenkern 41.
Samenleiter 450.
Samenzellen 9. 25, 28.
Sammelröhren 145, 437.
Sauropsiden 94, 181.
Scala tympani 294.
— vestibuli 294.
Schädel 410, 421.
Schädelbalken 411.
Schaf 104, 206, 212.
Schafhaut siehe Amnion.
Schalenhaut 19.
Schamlippen 471.
Schamspalte 472.
Scheide 455, 458.
Scheidengewölbe 458.
Scheidenhaar 254.
Scheidenhäute des Hodens siehe Hüllen des Hodens.
Scheidenvorhof 471.
Scheidenzellen 280, 282.
Scheitelhöcker 147.
Schilddrüse 333.
Schildektoblast 99.
Schizocöl oder Schizocölom 90.
Schlundbogen 148.
Schlundspalten 148.
Schlundtaschen 148.
Schlußplatte 122, 244.
Schlußring 12, 29.
Schmelzzellen 328.
Schmelzoberhäutchen 330.
Schmelzpulpa 329.
Schnecke 289.
Schneckengang 289.
Schultergürtel 429.
Schuppen 252.
Schutzhüllen 17, 19.
Schwannsche Scheide 282.
Schwanz 90.
Schwanzdarm 92, 169.
Schwanzfaden 29, 170.
Schwanzfalte 116.
Schwanzknospe 92, 114, 169.
Schwanzrudiment 171.
Schwerkraft 66.
Sclera 309.
Secundärfurchen 274.
Segmentalarterien 128.
Sehnenfäden 365.
Sehnerv 275, 306.
Sehnervenkreuzung 122.
Sehorgan 308.
Sehventrikel 300, 305.
Sehzellen 307.
Seitenfalten 116.
Seitenplatten 123.
Seitenrumpfmuskeln 386.
Semilunarklappen 365.
Septum pellucidum 273.
— transversum 341, 393.
Septum urorectale 444.
Sexualstränge 447, 450, 452.
Siebbein 423.
Sinnesorgane 285.
Sinus cervicalis 151
Sinus epididymidis 463.
— genitalis 448.
— terminalis 179, 201, 350.
— urogenitalis 444, 470.
— venosus des Herzens 374.
— venosi der Pachymeninx 376.
Sinushörner 362.
Sinusquerstück 362.
Skelet 395.
— der Gliedmaßen 426.
Sklerotome 128.
Somatische Zellen 25.
Somiten 75, 125.
Speicheldrüsen 327.
Speiseröhre 316.
Sperma 9.
Spermakristalle 10.
Spermarium 25.
Spermatozoen 11.
Spermiden 25.
Spermiocyten 25.
Spermiogonien 25.
Spermiozentrum 27, 41.
Spermium 9, 25.
Spermovium 15, 25, 38, 50.
Sphärenapparat 15, 27.
Sphincter ani 389.
— pupillae 310.
Spinalganglien 124, 281.
Spinalganglienleiste 123.
Spinalnerven 280.
Spiralfaden 12, 29.
Spiralhülle 29.
Spitzenknopf 28.
Spitzmaus 112.
Splanchnocöl 125.
Splanchnocranium 411, 418.
Spongioblasten 264.
Stammesentwicklung 1.
Stammzone 115.
Steigbügel 420, 426.
Steißgrube 170.
Stellknorpel 336.
Stensonscher Gang 162.
Sternum 404.
Steuermembran 12.
Stielrinne 304.
Stigma 30.
Stimmbänder 337.
Stirnnasenfortsatz 152.
Stirnwulst 145, 152.
Strichkanal 260.
Strudelvenen 311.
Subchorda 93.
Sulcus intraencephalicus 121, 122.
— tubo-tympanicus 296.
Suprarenalorgan 478.
Sympathicus 284.
Syncytium 198, 237.
Symplasma 198.
Synovialhaut 432.

Tarsaldrüsen 314.
Tela chorioidea 278, 279.

Telencephalon 122.
Teloblastem 76, 88.
Teratologie 5.
Teratospermien 29.
Theca folliculi 453, 454.
Tensor tympani 296.
Tetrapoden 173.
Thymusdrüse 333.
Tibia 431.
Tonsillen 325, 327.
Totale Furchung 51, 52, 61.
Totalfurchen 273.
Tränenbein 424.
Tränendrüse 314.
Tränenfurche 154, 314.
Tränennasengang 165, 314.
Tränenröhrchen 315.
Tränensack 315.
Trennungslinie 244.
Trichter 122, 273, 275.
Trigeminus 283.
Trommelfell 295, 297.
Trophoblast 97.
Truncus arteriosus 133, 356, 367.
Tube siehe Eileiter.
Tuberculum posterius 122.
— genitale 467.
Tunica dartos 467.
— vaginalis communis 466.
— vaginalis propria 466.
— vasculosa lentis 303, 312.
— vasculosa oculi 309.

Ultimobranchiale Körperchen 335.
Umbilicalarterien s. Nabelarterien.
Umlagerungszone 225, 229, 240.
Umwachsungsrand 179.
Unterkieferbogen 152, 419.
Urachus 445.
Urafter 67.
Urdarm 67, 70, 94.
— des Branchiostoma 71.
— der Amphibien 83.
Urdarmplatte 112.
Urdarmrinne 105. 112.
Urdarmstrang 103.
Ureter 435.
Ureterenknospe 435.
Urgeschlechtszellen 446.
Urhirn 120.
Urmund des Branchiostoma 70.
Urmund der Amphibien 79, 90.
Urmundgrube 96, 100.
Urmundleiste 107.
Urmundlippen 72, 107.
Urmundplatte 96.
Urmundrinne 90, 107.
Urmundstreifen 90.
Urniere 134, 139.
Urnierenblastem 140.
Urnierenbläschen 141.
Urnierenfalte 460.
Urnierengang 141.
Urnierenkämmerchen 136.
Urnierenkanälchen 141.
Urnierenwulst 144.
Urodelen 78.
Urogenitalfurche 470.
Urogenitalleiste 470.
Urogenitalplatte 125, 136, 140, 471.
Urorectalfalten 438, 443, 450.
Ursegmente 72, 125.
Urwirbel 75, 125.
Urwirbelkern 127.
Uterinmilch 194.
Uteroplacentargefäße 244.
Uterus 458.
— masculinus 451.
Utriculus 289.
— prostaticus 451.
Uvula 159.

Vagina 457.
— masculina 451.
Vagus 283, 284.
Variation 6.
Vegetativer Pol 18.
Venen 372 u. ff.
Ventriculus laryngis 337.
Verbindungsstück 12.
Vererbung 2, 6, 44.
Vererbungshypothese 45.
Verknöcherung 405, 428.
Verlängertes Mark 122.
Vermehrungszone 25.
Vernix caseosa 252.
Vesicula blastodermica 62, 96.
— prostatica 451.
Vestibulardrüsen 475.
Vierhügel 277.
Visceralbogen 145, 396.
Visceralskelet des Kopfes 147.
Visceraltaschen 148.
Vivipare Tiere 17.
Vollplacenta 195.
Vorafter 91.
Vorderdarm 316.
Vorderhirn 120.
Vorderlippe des Urmunds 72.
Vorhaut 473.
Vorhofscheidewand 359.
Vorhofstreppe siehe Scala vestibuli.
Vorknorpel 399.
Vornagel 263.
Vorniere 134, 136.
Vorsteherdrüse siehe Prostata.

Wassermolch 78, 84.
Wechselorgane 4, 5.
Whartonsche Sulze 188, 247.
Wellenmembran 12.
Wiederkäuer 206.
Wirbel 405.
Wirbelsäule 395, 405.
Wolffsche Leiste 174.
Wollhaar 255.
Wurmfortsatz 321.
Wurzelrinde 330.
Wurzelscheiden 253.

Zähne 328.
Zahnpapille 328.
Zahnsäckchen 329, 331.
Zahnwall 328.
Zahnwechsel 331.
Zellsäulen 242.
Zentrale 430.
Zentralkanal 122, 271.
Zentralfurche 274.
Zentralnervensystem 263.
Zirbeldrüse 276.
Zirkulärfurche 57.
Zitzen 260.
Zitzentasche 259.
Zunge 325.
Zungenbein 420, 426.
Zungenbeinbogen 151, 419.
Zungenpapillen 327.
Zwerchfell 392.
Zwerchfellband der Urniere 460.
Zwischenhirn 122, 275.
Zwischenkiefer 157, 424.
Zwischennierenknospen 476.
Zwölffingerdarm siehe Duodenum.

Altenburg
Pierersche Hofbuchdruckerei
Stephan Geibel & Co.

Verlag von Paul Parey in Berlin SW., 11. Hedemannstraße 10 u. 11.

# Lehrbuch
der
# vergleichenden Physiologie
der
# Haussäugetiere.

Bearbeitet von
Prof. Dr. Ellenberger, Dresden — Prof. Dr. Hofmeister, Wien — Prof. Dr. Kitt, München — Prof. Dr. Martin, Bern — Prof. Dr. Oellacher, Wien — Prof. Dr. Pfeiffer, Hannover — Prof. Dr. Schmaltz, Königsberg — Prof. Dr. Schmidt, Dresden — Prof. Dr. Schmidt-Mülheim, Bern — Prof. Dr. Siedamgrotzky, Dresden — Prof. Dr. Stockfleth, Leipzig — Prof. Dr. Strebel, Hannover — Prof. Dr. Toldt, Wien — Prof. Dr. Wilckens, Wien — Prof. Dr. Zietzschmann, Zürich.

Herausgegeben von
Dr. W. Ellenberger und Dr. A. Schmaltz,
Professoren an der Tierärztlichen Hochschule in Dresden.

Mit 472 Textabbildungen. Gebunden. Preis 24 M.

Die
# Struktur der Geschlechtsorgane der Haussäugetiere
mit vergleichenden Bemerkungen
Von
Dr. med. vet. Reinhold Schmaltz.
Professor der anatomie an der Tierärztlichen Hochschule zu Berlin.

Mit 162 Textabbildungen. Preis 16 M. geb. 18 M.

Zu beziehen durch jede Buchhandlung.

Verlag von Paul Parey in Berlin SW. 11, Hedemannstraße 10 u. 11.

# Handbuch

der

# vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere.

Bearbeitet von

Ober-Medizinalrat Prof. Dr. **H. Baum**, Dresden — Hofrat Prof. Dr. **J. Csokor**, Wien — Prof. Dr. **H. Dexler**, Prag — Geheimer Rat Prof. Dr. **W. Ellenberger**, Dresden — Prof. Dr. **G. Günther**, Wien — Dr. **G. Illing**, Dresden — Prof. Dr. **M. Lungwitz**, Dresden — Prof. Dr. **P. Martin**, Gießen — Prof. Dr. **E. Moser**, München — Dr. **M. Pflücke**, Dresden — Prof. Dr. **Th. O. Rubeli**, Bern — Geh. Regierungsrat Prof. Dr. **R. Schmaltz**, Berlin — Prof. Dr. **A. Stoß**, München — Prof. Dr. **M. v. Sußdorf**, Stuttgart — Professor Dr. **K. v. Tellyesniczky**, Budapest — Geh. Regierungsrat Prof. Dr. **J. Tereg**, Hannover — Dr. **A. Trautmann**, Dresden — Prof. Dr. **O. Zietzschmann**, Zürich.

Herausgegeben von

Prof. Dr. med. et phil. **W. Ellenberger.**

**Erster Band.** *Mit 437 Textabbildungen. Preis 22 M., geb. 24 M.*
**Zweiter Band.** *Mit 391 Textabbildungen. Preis 24 M., geb. 26 M.*
**Dritter** (Schluß-) **Band.** *Mit 493 Textabbildungen. Preis 22 M., geb. 24 M.*

# Grundrifs

der

# vergleichenden Histiologie der Haussäugetiere.

Von

Dr. med. et phil. **W. Ellenberger,**
Geheimer Rat und Professor an der Tierärztlichen Hochschule in Dresden.

Dr. med. et Ph. Mr. **G. Günther,**
Professor an der Tierärztlichen Hochschule in Wien.

Dritte, umgearbeitete und vermehrte Auflage.

*Mit 572 Textabbildungen. Gebunden, Preis 13 M.*

Zu beziehen durch jede Buchhandlung.